ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIII

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain.

1901

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DE LA VASCULARISATION INTESTINALE

CHEZ LES CYCLOSTOMES ET LES SÉLACIENS

Par M. HENRI NEUVILLE.

INTRODUCTION

C'est en poursuivant des recherches sur la morphologie générale de l'appareil circulatoire chez divers animaux vertébrés, que j'ai été amené à étudier le système porte hépatique des Cyclostomes et des Sélaciens, ou, plus généralement, leur vascularisation intestinale.

Les animaux sur lesquels portaient mes premières recherches étaient : d'une part, les Sélaciens, et, d'autre part, les Mammifères aquatiques. J'avais été frappé par certaines analogies entre les systèmes circulatoires de ces deux groupes : les *reta mirabilia*, ou *plexus*, et les *sinus sanguins*, s'y rencontrent, en effet, d'une manière parallèle, offrant une structure qui paraît identique dans certains cas, et affectant, d'une manière générale, les mêmes organes.

Plus soucieux de trouver des liens physiologiques ou évolutifs entre ces diverses dispositions, que de découvrir quelque nouveauté dans leur topographie, j'entrepris d'étudier, chaque fois que l'occasion s'en rencontrerait, les animaux dont l'appareil circulatoire présente ces particularités. En m'entourant, d'autre part, de renseignements précis sur leur mode de vie, j'espérais arriver à trouver,

sinon une raison unique, tout au moins un ensemble de raisons pouvant expliquer l'existence de particularités identiques chez des êtres aussi différents que le sont, par exemple, les Squales et les Cétacés.

Je ne puis ici discuter, ni même passer en revue, les théories imaginées au sujet du rôle des plexus et des sinus sanguins (1). Je me bornerai à dire que, si ces théories sont applicables à certains cas, elles ne sauraient pour cela être générales, puisqu'elles ne peuvent s'appliquer à tous les cas révélant une morphologie identique. Ces théories ne sauraient expliquer, par exemple, la présence de sinus veineux sus-hépatiques à la fois chez les Mammifères aquatiques et chez les Sélaciens, ni la présence de ces sinus chez certains de ceux-ci, tandis que d'autres, soumis à des conditions de milieu identiques, en sont dépourvus. Ici comme ailleurs l'adaptation doit être la règle, mais que de choses interviennent pour rendre difficile la connaissance des rapports de cause à effet.

J'ai donc été amené à étudier assez longuement le système sanguin hépatique des Sélaciens, et je suis arrivé à conclure que les conditions de milieu *actuelles* n'y influencent pas les variations si considérables du sinus sus-hépatique, tandis que des considérations d'ordre évolutif expliquent au contraire ces variations.

D'autre part, en étudiant ainsi le système porte des Sélaciens, mon attention s'est trouvée attirée sur les différences que présentent leur vascularisation intestinale et celle des autres Vertébrés, y compris les Téléostéens. Bien connue chez les Vertébrés supérieurs, où elle relève de deux systèmes : sanguin et lymphatique, et ne laisse place aux discussions que sur des détails de fine structure, la vascularisation intestinale peut encore, chez les Poissons, et surtout chez les Élasmobranches, donner naissance à de nombreuses controverses.

(1) On consultera avantageusement, à ce point de vue, les *Leçons d'anatomie comparée* de Meckel.

Dans ses célèbres *Leçons sur l'anatomie et la physiologie comparées*, Henri Milne-Edwards signalait, il y a un demi-siècle, l'imperfection des connaissances acquises sur les chylifères des Poissons. Malgré des travaux considérables, et marquant dans cette voie de fort grands progrès depuis la publication de l'ouvrage de Henri Milne-Edwards, Wiedersheim se voit obligé de faire une remarque identique dans ses *Leçons sur l'anatomie comparée des Vertébrés*.

Cette question des chylifères, c'est-à-dire des voies absorbantes, des Poissons, se confond avec celle de leurs vaisseaux sanguins. Ainsi s'explique le titre de cette étude, qui étudiera et l'appareil sanguin intestinal et l'appareil longtemps décrit comme lymphatique intestinal, ou chylifère.

Ce travail constituant une thèse de doctorat, ce sera pour moi un plaisir, plutôt qu'un devoir, de me conformer à l'usage d'après lequel, en commençant une thèse, on présente aux maîtres qui ont bien voulu en favoriser l'élaboration l'hommage reconnaissant qui leur est dû.

C'est tout d'abord à M. le professeur Henri Filhol que je dois présenter cet hommage. C'est à cet excellent Maître que je dois ce que je suis, au double point de vue scientifique et universitaire. Qu'il veuille bien accepter la dédicace de cette thèse comme un faible témoignage de ma gratitude.

Qu'il me soit ensuite permis de rendre hommage à la Mémoire de deux Maîtres trop tôt disparus : Georges Pouchet et Alphonse Milne-Edwards. C'est sous le professorat du premier que j'ai fait mes débuts au Muséum, et le second, comme directeur de cet établissement, a bien voulu m'accorder, à diverses reprises, de précieuses facilités de travail.

M. Edmond Perrier, directeur du Muséum, en publiant la présente étude dans les *Annales des Sciences naturelles*, m'a fait un honneur dont je ne saurais trop le remercier.

Je réunirai, dans un même sentiment de reconnaissance, le nom de trois de mes Maîtres de la Faculté des Sciences :

MM. J. Chatin, Dastre et Giard, dont les Cours ont été si fructueux pour moi, comme pour tant d'autres, et dont la bienveillance à mon égard ne s'est jamais démentie.

Je dois enfin remercier tout spécialement M. le D[r] A. Pettit, mon collègue au Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum, pour l'aide constante qu'il a bien voulu apporter à mes travaux. Depuis de longues années, j'ai eu en lui un guide sûr et aimable pour l'étude des questions d'anatomie fine dont il s'est fait une spécialité.

D'autre part, je ne saurais oublier que quelques-uns des matériaux qui ont servi à élaborer ce travail ont été recueillis au cours des voyages qu'il m'a été permis de faire, comme naturaliste, à bord du navire du Prince de Monaco. Je me fais un plaisir de le signaler ici.

HISTORIQUE (1)

La vascularisation intestinale des Cyclostomes et des Sélaciens, comme celle de tous les Poissons en général, a été étudiée par un grand nombre d'auteurs qui, sans s'attacher plus spécialement à cette vascularisation, l'ont décrite en même temps que l'appareil digestif ou que l'appareil circulatoire de cette classe de Vertébrés (2). Les notions que l'on trouve ainsi sur ce sujet, disséminées de part et d'autre, dans des travaux d'ensemble ou dans des monographies, sont considérables. Elles sont néanmoins assez peu variées, quant au fond. Les recherches sur la topographie de l'appareil circulatoire des Poissons se sont continuées avec succès jusque dans ces dernières années, surtout en raison des discussions auxquelles a donné lieu l'absence de démarcation entre le territoire reconnu comme sanguin et le territoire dit lymphatique. Quant aux recherches sur l'anatomie fine de cet appareil vasculaire, recher-

(1) Les numéros entre crochets [ ] renvoient à l'Index bibliographique.

(2) P. Mayer [2] a cependant étudié spécialement la circulation dans les organes : *Kreislaufsorganen* (Voy. p. 27 et 94 pour plus de détails).

ches qui ont été inaugurées par Leydig, elles ont donné lieu, depuis, à une foule d'excellents travaux qui sont tous unanimes à reconnaître le caractère énigmatique de certains détails d'organisation.

Dans ces deux ordres de recherches, les débats sont loin d'être clos.

Je ferai séparément et successivement l'histoire des principales découvertes faites dans les domaines de l'anatomie macroscopique et de l'anatomie microscopique, c'est-à-dire de l'*Anatomie* et de l'*Histologie,* et je séparerai, pour le premier de ces deux domaines, l'étude du système sanguin de celle du système décrit comme lymphatique ou chylifère.

Sans avoir la prétention de résumer les innombrables travaux parus sur ce sujet, je ne m'en attacherai pas moins à indiquer, aussi fidèlement que possible, les principales étapes marquées jusqu'ici dans cette voie. Je tracerai ainsi un exposé d'ensemble de la question.

ANATOMIE

A. — Vascularisation sanguine.

Claude Perrault [**1**], qui a publié en 1676 une étude anatomique, fort remarquable pour son époque, du Renard marin (*Alopias vulpes* L.), passe sous silence l'appareil circulatoire ; il a pourtant étudié particulièrement, et même figuré, l'intestin valvulaire. C'est à lui que doit être attribuée la découverte de la valvule spirale, qu'il appelle « *vis en coquille* » et dont il a reconnu la nature et l'origine membraneuses.

Monro [**2**] en 1785, dans son ouvrage sur l'anatomie et la physiologie des Poissons, donne les premiers renseignements précis sur la circulation en général, et sur le système porte en particulier. Il décrit notamment le *sinus veineux sus-hépatique.* Cet ouvrage est accompagné de bonnes figures qui en facilitent la compréhension.

Hœnlein publia, en 1808, une description du système de la veine porte. Il étudia les Poissons, et, en injectant du mercure dans la veine porte de *Cyprinus alburnus*, il vit se remplir en même temps le système des veines cardinales, fait dont la possibilité fut niée ensuite par Jacobson.

En 1822, Magendie et Desmoulins publièrent une étude anatomique de la Lamproie, étude remarquable non seulement par les détails qu'elle donne sur l'anatomie des Cyclostomes, mais encore par l'interprétation de ces détails. Après avoir rappelé les travaux de Duméril et Home sur l'anatomie des Lamproies, Magendie et Desmoulins font remarquer que dans toute sa longueur l'intestin est parcouru par un vaisseau sanguin d'une ligne de diamètre (1) dont le calibre est saillant dans la cavité, et non à l'extérieur, où il n'est apparent que par un raphé blanchâtre déjà signalé par Duméril. « Ce vaisseau, ajoutent Magendie et Desmoulins, est le prolongement de la seconde des quatre branches vasculaires qui, dix-huit lignes en avant de l'anus, se rendent, sous forme de bride, à l'intestin *isolé*, dont elles établissent ainsi la seule communication avec le système circulatoire de l'animal. Cette absence de mésentère et cet isolement des vaisseaux est une expérience toute faite par la Nature pour prouver l'absorption intestinale par les vaisseaux sanguins. »

Magendie et Desmoulins font suivre cette description d'une comparaison purement extérieure entre l'intestin de l'Esturgeon et celui de la Lamproie. Ils en concluent que chez celui-là comme chez celle-ci « l'absorption intestinale se fait nécessairement par les veines, dans la partie la plus postérieure de l'intestin ». Duvernoy avait vu le repli intestinal de la Lamproie, sans en voir la structure ni l'importance au point de vue de la vascularisation.

En 1826, Rathke [**2**] signale la grande variété qui existe dans la disposition du système de la veine porte chez les

(1) La taille du sujet n'est pas mentionnée.

Poissons, « variété que l'on aurait déjà pu soupçonner en se fondant sur le principe expérimental connu, que l'oscillation dans la forme d'un seul et même appareil ne commence à se fixer que dans les animaux des classes supérieures ». Rathke n'a étudié que les Poissons osseux et la Lamproie. Il réduit à cinq types les variations du système porte hépatique :

1° Toutes les veines qui ramènent le sang des viscères abdominaux vers le foie se réunissent en trois troncs qui pénètrent séparément dans cet organe ;

2° La plupart de ces veines se réunissent en deux troncs ;

3° Toutes ces veines se réunissent en deux troncs ;

4° La plus grande partie de ces veines forme un tronc unique ;

5° Toutes se réunissent en un seul tronc simple.

Ce dernier cas est celui des Poissons cartilagineux, dont Rathke n'étudiait qu'un seul type : la Lamproie. Il ajoute, immédiatement après avoir donné cette classification, qu'il a vu, quoique rarement, de légères variations individuelles. En effet, ces variations existent, et il est bon de se mettre en garde contre le doute qu'elles peuvent suggérer lorsqu'une dissection unique tombe sur un type quelque peu écarté de la normale.

Rathke ajoute encore : « Il a été prouvé, par les expériences des temps anciens et modernes, que les veines du canal intestinal ne reçoivent pas seulement les résidus usés provenant du procédé végétatif de la nutrition, mais qu'elles président aussi à la réception du chyle. Il est probable que la même chose a lieu aussi dans les Poissons, quoique rien de certain ne soit encore connu à cet égard ; cependant plusieurs phénomènes parlent clairement en faveur de cette opinion, car plus le canal intestinal est court, dans les Poissons, plus nous le voyons richement pourvu de réseaux veineux ». Il signale également la proportionnalité entre la richesse de la vascularisation des diverses parties d'un même intestin, suivant l'importance fonctionnelle de celles-ci.

Rathke espérait qu'une étude approfondie des variations anatomiques de la veine porte pourrait arriver à fournir des données satisfaisantes sur la fonction du foie chez les divers animaux. Ses recherches, pour ne pas avoir atteint ce résultat, que l'avenir réservait à une science nouvelle, n'en sont pas moins, encore actuellement, fort instructives.

En 1835, Duvernoy fit une étude du système sanguin abdominal de quelques Poissons. Son travail ne porte que sur certains Squales. Dans une espèce indéterminée (1) et dans le genre Zygœna, il trouva, au lieu de la valvule spirale ordinaire, une ample valvule, de forme semi-lunaire, roulée sur elle-même (2), et dont le bord libre renferme le tronc principal de la veine porte intestinale. « Ce tronc, en se portant d'avant en arrière, et en recevant les veines de l'intestin, augmente peu à peu de diamètre par l'accroissement successif de son calibre et de l'épaisseur de ses parois, qui sont très musculeuses. » Il parut à Duvernoy devoir faire l'effet d'une sorte de cœur pour le système de la veine porte hépatique, « donnant au sang qui le traverse une direction et une impulsion déterminées, analogues à celles que le sang reçoit d'un cœur pulmonaire ou aortique. Ici, ajoute Duvernoy, c'est un cœur hépatique ».

L'emplacement particulier de cette veine fit penser à cet auteur que la valvule remplissait vis-à-vis d'elle les fonctions d'un mésentère, en recouvrant ses principales racines et une partie du tronc principal. On avait déjà signalé chez les Lamproies (Voy. ci-dessus) la présence d'un vaisseau sanguin saillant à l'intérieur de l'intestin, et logé dans un repli de la muqueuse, disposition qui peut être considérée comme une ébauche de ce que Duvernoy avait ainsi rencontré chez certains Squales, et Rathke [3] avait exprimé le rapport de cet arrangement avec l'absence de mésentère. Duvernoy pensa donc pouvoir se faire de l'emploi du mésentère en

(1) *Thalassorhinus vulpecula* Val., d'après Duméril.

(2) Cl. Perrault avait décrit cette disposition près de deux siècles avant Duvernoy (Voy. p. 58).

général, une idée moins restreinte que celle que l'on s'en faisait. Pour lui, cet élément aurait pu être remplacé par une membrane muqueuse, placée à l'intérieur du canal intestinal, et être réduit à l'un de ses usages : celui de contenir et de diriger les vaisseaux sanguins de ce canal. On se demande comment Duvernoy a pu imaginer une telle explication. Les Squales sont pourvus d'un mésentère suffisant pour contenir nombre de vaisseaux, et quant à la valvule spirale, sa structure et sa disposition en font avant tout un organe d'absorption. Son effet est d'augmenter considérablement la surface de la muqueuse digestive dont elle n'est qu'un repli. La présence dans cette valvule de vaisseaux abondamment ramifiés s'explique très naturellement par l'intensité de l'absorption dont elle est le siège. Un tronc veineux important y devient donc nécessaire, et la veine intra-intestinale (1) ne fait que répondre à cette nécessité. Son existence est donc une conséquence de la présence et des fonctions de la valvule, contrairement à l'opinion de Duvernoy, qui ne voyait dans cette dernière qu'un organe de soutien. Loin d'être aberrante, la veine intra-intestinale est au contraire absolument constante.

Dans la même année 1835, Eschricht et Joh. Müller étudièrent le système porte du Thon. Puis, dans un supplément, Joh. Müller compléta cette étude par celle d'autres types. Il signale chez le Squale Renard un grand *rete* stomacal « en forme de houppes, constitué par une multitude de vaisseaux disposés en étoiles qui se rencontrent de tous côtés. Le sang qu'ils contiennent se concentre à une petite distance du foie, dans la veine porte, qui, immédiatement au-dessous du point où elle pénètre dans le foie, reçoit encore le sang d'un petit réseau admirable situé à l'extrémité inférieure de l'œsophage, et à l'orifice de l'estomac. Un autre réseau, aussi volumineux que le premier, occupe les parois de l'in-

(1) J'emploie dès à présent cette expression, créée par T.-J. Parker [5]. Ce sont du reste surtout les expressions usitées par cet auteur qui me servent dans ce travail.

testin valvulaire et y produit une sorte de renflement. Les vaisseaux qui en sortent constituent la veine mésentérique » (Duméril).

En 1837, Adolphus Barth décrit, chez les Poissons, les *reta mirabilia* qui engendrent la veine porte.

En 1839, Joh. Müller [**2**], dans son Anatomie de la Myxine, revient sur ses découvertes précédentes, les compare entre elles, et les complète. Il s'étend notamment sur les *reta* qu'il a observés chez différents Sélaciens et Téléostéens, et les divise en plusieurs groupes. Il range dans le quatrième de ces groupes la disposition qu'il a étudiée avec Eschricht chez le Thon et le Squale Renard : elle est du type *rete mirabile bipolare geminum*.

Dans les célèbres *Leçons d'Anatomie comparée* de Cuvier, rédigées par Duvernoy (1839), on trouve peu de renseignements originaux sur le sujet qui nous occupe. D'après ces leçons, dans le *Carcharias vulpes* Cuv. (1), la branche artérielle gastrique et la branche artérielle intestinale qui se détachent du tronc cœliaque se divisent immédiatement en ramuscules extrêmement fins, très nombreux, ayant entre eux quelques anastomoses. Le réseau de l'estomac, dit Cuvier, a l'air d'un chevelu qui naît de l'extrémité de la branche gastrique, à l'endroit où elle touche le bord droit et antérieur de l'estomac, de telle sorte que cette branche se résout de suite en chevelu, sans se prolonger le long de l'organe. Au contraire, le réseau vasculaire qui produit la branche intestinale n'en sort, en prenant une direction transversale et en cerclant l'intestin de ses nombreux ramuscules, qu'à mesure que cette branche longe l'intestin.

Ces particularités sont intéressantes, et quant à la disposition cerclée des artères intestinales, elle est générale chez les Sélaciens pourvus d'une véritable valvule *spirale* (2), où

(1) C'est le Squale Renard, ou *Alopias vulpes* L., déjà étudié par plusieurs anatomistes.

(2) Je rappelle que deux sortes principales de valvules existent chez les

elle trace assez régulièrement, à l'extérieur de l'intestin, la ligne d'insertion de la valvule.

En 1845, Ch. Robin [4] commence l'étude, qu'il devait pousser si loin, du système circulatoire des Poissons cartilagineux. Il ne s'occupe pas du système porte, si ce n'est à propos de l'appareil lymphatique; je parlerai donc de ses travaux en faisant l'historique relatif à ce dernier appareil.

En 1849, F. Schmid donne de nouveaux détails sur le mode de groupement des racines de la veine porte.

Puis, en 1858, paraît le troisième volume des *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparées*, de Henri Milne-Edwards, qui résument fidèlement l'état de la Science à cette époque. Dans ce troisième volume se trouvent décrites en détail toutes les particularités alors connues de l'appareil circulatoire des Poissons. Il renferme en outre des indications bibliographiques fort complètes.

C'est encore en 1858 que Hyrtl [4] publie sa monographie du système artériel des Raies, dans laquelle le mode d'origine et les premières ramifications des rameaux artériels relatifs à l'intestin sont exactement décrits. Remarquons, dès à présent, que la vascularisation intestinale artérielle des Sélaciens, dont Hyrtl n'étudiait qu'un seul sous-ordre : celui des Raies, est établie d'après un plan moins uniforme que la vascularisation intestinale veineuse.

En 1865, paraît, dans les *Suites à Buffon*, l'Histoire naturelle des Poissons d'Aug. Duméril. L'anatomie des Sélaciens s'y trouve largement traitée. Duméril condense les données acquises par les recherches de ses prédécesseurs, et y ajoute le fruit de ses travaux personnels. Il trouve notamment, chez *Lamna cornubica* L., une disposition rappelant celle que Joh. Müller et Eschricht avaient signalée chez le Thon et le Squale Renard. Duméril décrit chez le Lamma « de singuliers amas de vaisseaux, auxquels il convient de donner,

Sélaciens : la valvule *spirale* véritable, qui est la plus générale, et la valvule en *volute*, que l'on trouve notamment dans les genres Carcharias et Zygœna.

comme à d'autres agglomérations analogues, le nom de *réseaux admirables*, car ils résultent de l'enchevêtrement d'un nombre considérable de divisions artérielles et veineuses que l'on distingue à l'œil nu sans qu'il soit nécessaire de les injecter ». Ces réseaux sont au nombre de deux, placés à la partie supérieure de la cavité abdominale, de chaque côté de la ligne médiane, et très rapprochés l'un de l'autre, de sorte que par leur face interne ils se touchent presque. Ils s'attachent en avant à la cloison diaphragmatique, en arrière aux lobes du foie et aux oviductes, et par la région supérieure à l'œsophage; ils sont libres et recouverts par le péritoine aux faces inférieures et latérales. Leur longueur est le sixième ou le septième de celle du lobe droit du foie, et leur forme est comparable à celle de coussins quadrangulaires aplatis d'avant en arrière. Les vaisseaux artériels et veineux qui les composent sont entremêlés, sans qu'il y ait communication entre les artères et les veines. Duméril fait remarquer que la totalité du sang allant au tube digestif et à ses annexes, par les artères intestinales, traverse ces réseaux avant de se rendre à ces organes, et que, inversement, presque tous les vaisseaux efférents du foie forment la portion veineuse de ces réseaux avant de verser leur contenu dans le sinus de Cuvier. Il décrit, du reste, tous ces vaisseaux en détail.

Ce qu'il importe ici de retenir, c'est que les veines des réseaux « sont complètement indépendantes de celles du système de la veine porte, particularité qui établit une différence avec ce que Joh. Müller et Eschricht ont vu chez le Thon ». Les veines sus-hépatiques, en sortant du foie, contribuent à la formation des réseaux, puis elles les quittent pour traverser la cloison diaphragmatique et apporter leur contenu dans le sinus de Cuvier, où se rend directement, par deux veines, une partie du sang hépatique qui ne passe pas par les réseaux. Je discuterai cette disposition en parlant, au cours de ce travail, des sinus hépatiques.

L'ouvrage de Duméril, sans renfermer un très grand nom-

bre d'observations personnelles, en ce qui concerne notre sujet, n'en a pas moins le mérite de fixer les connaissances relatives à la grosse anatomie de la vascularisation sanguine intestinale. A ce point de vue, peu de faits importants sont à ajouter aux descriptions de Duméril.

En 1869, Jourdain [2], déjà connu par ses travaux sur la circulation des Reptiles, publie une étude sur les systèmes veineux et lymphatique de la Raie bouclée.

Puis, dans ces dernières années, de nombreux travaux apportent un fort contingent de documents qui perfectionnent les notions précédemment acquises. Mais cependant, sur ce sujet comme sur la plupart de ceux qui sont relatifs à l'anatomie des Vertébrés, les travaux de la première moitié du XIXe siècle ont presque complètement épuisé le champ des recherches, et, dès lors, l'anatomie microscopique et l'embryologie, négligées jusque-là, entrent en jeu pour compléter la connaissance des faits déjà acquis, les relier entre eux, et permettre d'en saisir la signification exacte. Néanmoins les travaux de quelques auteurs récents sont encore à signaler.

En 1873, Turner [1] décrit les viscères de *Læmargus borealis*. Il signale la disposition cerclée des branches « de l'artère et de la veine intestinales » qui tracent extérieurement, sur les parois de l'intestin, les tours décrits par la valvule spirale, disposition déjà rencontrée par Cuvier chez *Carcharias vulpes* C. (1).

En 1880, T.-J. Parker [1] publie un travail sur le système veineux de la Raie (2). Il décrit en peu de lignes le système porte-hépatique, et en donne un plan succinct, mais exact et très général.

En 1886, le même auteur publie une remarquable monographie du système circulatoire de *Mustelus antarcticus* [5].

(1) Dans un autre ordre d'idées, Turner fait remarquer la coexistence, chez *Læmargus borealis*, de deux grands cæcums pyloriques avec un pancréas bien développé. La présence de cæcums pyloriques chez les Sélaciens est une véritable rareté.

(2) Le type qu'il étudie surtout est *Raja nasuta*.

Cette monographie constitue l'œuvre la plus considérable de toutes celles qui ont paru sur le sujet qui nous occupe. On y trouve une description détaillée de tous les vaisseaux de *M. antarcticus*, et notamment de ceux du tube digestif. Je ne puis que renvoyer à cette monographie, véritable modèle du genre, les naturalistes qui désireraient entreprendre l'étude de tout ou partie de l'appareil circulatoire des Sélaciens.

Enfin, en 1885, Phisalix, dans ses recherches sur la rate des Ichthyopsidés, donne des détails sur la vascularisation de cet organe, vascularisation intimement liée à celle du tube digestif. Il remarque notamment que la rate est interposée dans un système vasculaire artériel à circuit fermé (1).

B. — Vascularisation dite chylifère (2).

C'est à Th. Bartholin (1652) [1] qu'est incontestablement due la première mention de vaisseaux lymphatiques chez les Poissons. Cette mention passa inaperçue jusqu'au moment où Hewson et Monro, croyant chacun avoir découvert ces lymphatiques, se disputèrent la priorité de cette découverte. H. Milne-Edwards, le premier, signale Bartholin comme l'ayant faite avant tout autre. Duméril confirme cette assertion dans son *Histoire naturelle des Poissons* (3).

(1) Sur la figure 7 du présent mémoire, relative à l'*Acanthias vulgaris*, les aboutissants de ce circuit seraient d'une part, l'artère splénique, et d'autre part une petite artère pancréatique, issue du tronc cœliaque, qui descend le long du pancréas, gagne la rate et s'anastomose avec un rameau de l'artère splénique. Je n'ai pas représenté cette disposition, d'ailleurs seulement relative à la rate, pour ne pas compliquer la figure.

(2) Je m'attache surtout, ici, à l'étude des lymphatiques intestinaux, c'est-à-dire des *chylifères*, mais leur histoire se confond, au début, avec celle des lymphatiques généraux.

(3) Th. Bartholin, *Vasa lymph. nuper Hafniæ in animantibus inventa et hepatis exsequiæ*, dissertation réimprimée dans le vol. in-12 où Bartholin renferma, en 1670, tous ses écrits sur le système lymphatique. On y lit à la page 88 : *In orbe pisce idipsum visus sum mihi olim videre* (*lacteas venas*), d'après Duméril, p. 171.

Bartholin parle de veines lactées. A cette époque, cette expression était synonyme de lymphatiques ou de chylifères. Nous savons maintenant qu'il n'en est plus ainsi, tout au moins chez les Poissons cartilagineux, dont certaines veines peuvent charrier tantôt du sang, tantôt du chyle, tantôt un mélange des deux. C'est ce fait qui a été le point de départ des discussions relatives à la nature des vaisseaux cutanés ou sous-cutanés des Sélaciens, dont la nature sanguine fut définitivement établie par Robin (Voy. plus loin).

Après Bartholin, qui ne fit que signaler l'existence de lymphatiques, il faut arriver jusqu'à Hewson (1769) [1] pour avoir sur ce sujet des indications qui s'efforcent d'être précises. Hewson s'est occupé des Sélaciens ; il décrit avec soin les chylifères, ou ce qu'il regarde comme tels, chez la Raie, le Turbot, et divers Gades, après les avoir inutilement cherchés dans le mésentère d'autres espèces. Il se servait, pour mettre en évidence et différencier les vaisseaux intestinaux, d'injections au mercure pour les lymphatiques, et d'injections à la cire (*wax*) verte ou jaune pour les veines, rouge pour les artères. Hewson présenta des pièces ainsi préparées à la Société royale de Londres, mais il ne les figure malheureusement pas dans son ouvrage, de telle sorte qu'il est impossible de se rendre un compte exact de ce qu'il attribuait respectivement aux systèmes sanguin et lymphatique. Quoi qu'il en soit, il est à retenir que Hewson a maintes fois cherché des chylifères, chez différents Poissons, sans en trouver. Notons également que lorsqu'il en trouve, c'est grâce à des injections mercurielles, procédé dont je me réserve de faire la critique au chapitre de la technique.

A l'exemple de plusieurs auteurs (1), Hewson attribue aux lymphatiques seuls la propriété d'absorber, tandis que d'autres (2), conservant plus ou moins la vieille théorie de

(1) John et William Hunter, Sograffi, Awimann...

(2) Harvey, Riolan, Plempius, Primorosa, Boerhaave, Albin, Haller, Meckel père, Lieberkühn...

Gallien, attribuaient, exclusivement ou non, cette propriété aux veines.

Monro, en 1770, publia un travail sur les lymphatiques des animaux ovipares. Il y affirme avoir connu ces lymphatiques avant les expériences de Hewson. Cet auteur fit d'étranges confusions entre le système lymphatique et des systèmes fort différents. Ayant injecté les canaux muqueux sous-cutanés, qu'il croyait lymphatiques, et vu la masse à injection, sortir par les pores cutanés, et ayant d'autre part fait pénétrer à l'intérieur de l'intestin des injections faites par de pseudo-chylifères, il crut pouvoir en conclure que le système lymphatique était pourvu d'orifices béants, ceux de l'intestin devant favoriser l'absorption. Monro admet que les lymphatiques des Poissons sont musculeux, et que le mouvement de la lymphe s'effectue par suite de leur contractilité. Il remarque encore que chez les *Plagiostomes* les vaisseaux chylifères sont généralement plus larges, par rapport aux veines, que chez les Poissons osseux.

De longues discussions s'engagèrent entre Hewson et Monro, surtout au sujet de la priorité de leurs découvertes. Hewson ne se prononce pas catégoriquement sur la terminaison des lymphatiques par des orifices béants. Ils admettent tous deux l'absence de glandes lymphatiques chez les Poissons. On sait en effet maintenant que des ganglions lymphatiques, rappelant ceux des Vertébrés supérieurs, n'existent pas chez eux, mais que le tissu lymphoïde y est au contraire assez abondant. A ces deux auteurs, on peut faire une même objection : pourquoi décrivent-ils certains vaisseaux comme lymphatiques, plutôt que comme sanguins ? Le critérium de l'apparence extérieure, qui peut être invoqué pour les lymphatiques valvulaires et noduleux des Vertébrés élevés en organisation, ne peut pas l'être chez les Poissons. En réalité, nous voyons s'affirmer ici une tendance qui ira en s'accentuant : celle de retrouver, chez des êtres relativement inférieurs, des appareils que les anatomistes habitués à l'étude de l'Homme et des autres Mammifères sont accoutumés

à voir chez ces derniers. Les erreurs qui devaient infailliblement résulter de ce procédé téléologique se sont peu à peu ancrées dans la science ; c'est ainsi que jusqu'à Robin on a décrit chez les Sélaciens un appareil lymphatique superficiel, qui en réalité dépend du système sanguin. Nous verrons, au cours de ce travail, ce qu'il y a à penser de l'appareil lymphatique profond, ou chylifère, sur l'existence duquel les récents travaux de P. Mayer ont commencé à jeter le doute.

Rathke, en 1826, dans sa Monographie de *Petromyzon fluviatilis* [3], et Retzius (même date) dans son étude sur la Myxine [2], ne se préoccupent pas, et avec raison, de trouver chez ces Cyclostomes un système lymphatique.

En 1827, Fohmann publia un travail considérable sur les lymphatiques des Poissons [2]. Il fait l'historique complet de ce sujet, et expose d'intéressantes recherches personnelles sur *Torpedo marmorata* et divers Téléostéens. Il constata, toujours par des injections de mercure, la riche vascularisation de l'intestin valvulaire de la Torpille, sans en comprendre la signification exacte. Il décrit des renflements ampulliformes de la valvule, assurément dus aux accidents de préparation inséparables de l'emploi du mercure, car la valvule spirale, que je décrirai plus loin, ne possède pas de vaisseaux ampulliformes. Cette apparence d'ampoules, rappelant l'aspect des lymphatiques des Mammifères, avait contribué à faire croire à Fohmann qu'il s'agissait ici d'un système identique. Il admet qu'il y a, chez les Poissons, communication entre les vaisseaux sanguins et lymphatiques, puisque le mercure passe de ceux-ci dans les veines sans qu'il y ait extravasation ; question qui était restée pendante, quoique depuis la fin du XVIIIe siècle l'idée généralement admise était que cette communication n'existait pas. Celle-ci avait été remarquée (d'une manière générale, et non spécialement chez les Poissons) par Waleus, Wepfer, Abraham Kaauv, Hebenstrait, Mertrud,

Meckel père..., tandis que Haller, Mascagni et Sommering la niaient.

Fohmann soutint qu'elle était constante, mais, en ce qui concerne les Mammifères, dans les glandes lymphatiques seulement (travail de 1821) [1]. Chez les Oiseaux, où les ganglions sont plus rares que chez les Mammifères, diverses branches lymphatiques s'ouvriraient dans les veines sacrées et rénales, et la même chose aurait lieu chez les Reptiles et les Poissons. Lippi admettait au contraire l'anastomose hors des ganglions. Fohmann est, je crois, le seul auteur qui ait songé à faire ouvrir les vaisseaux lymphatiques des Poissons dans leurs veines rénales.

Il admet encore une absorption par les veines, en s'appuyant sur les expériences de Flandrin, Hallé, Magendie, Mayer, Tiedeman, Gmelin, Laurence et Coats, Seiler et Ficinus, qui, injectant des substances diverses dans une anse d'intestin isolée et ne tenant au corps que par les veines, retrouvaient ces substances dans la veine porte et rarement dans le canal thoracique (Mammifères). Il pense que les lymphatiques se terminent en cul-de-sac, et que l'absorption s'y fait par imbibition, ce mode devant exister aussi pour les veines.

Fohmann constate enfin la non existence de valvules dans les vaisseaux qu'il décrit comme lymphatiques chez les Poissons, sauf à leur débouché dans les veines ; enfin il donne de nombreux détails sur leur topographie.

Le travail de Fohmann est accompagné de remarquables figures faites avec le plus grand soin ; chaque planche y est reproduite en double : l'une donnant l'aspect exact de la préparation ; l'autre, faite au trait, schématisant la première et en facilitant la compréhension. L'appareil lymphatique y est représenté comme étant d'une extrême richesse, et les gros troncs y sont pourvus de cette apparence noduleuse qui se retrouve sur les troncs lymphatiques valvulaires des Vertébrés supérieurs ; Fohmann a cependant constaté l'absence de valvules chez les Poissons. Il n'a pas trouvé de fibres

musculaires dans ces lymphatiques, et les considère pourtant comme contractiles.

Siebold et Stannius [1 et 2] ne parlent pas des chylifères des Poissons.

Meckel, en 1837, décrit avec détails, surtout d'après les travaux précédents, le système chylifère des Poissons. Il condense ces travaux, et résume les connaissances de son époque. D'après lui, les chylifères formeraient, à leur origine, un double réseau fort compliqué, en partie interne, en partie externe. L'interne est situé entre les tuniques musculaire et villeuse, et s'étend jusqu'à la face interne de cette dernière ; *c'est à lui que se rapporte la vascularisation lymphatique de la valvule spirale*. Il est facile de voir que Meckel veut ici parler des lacunes du tissu caverneux plus ou moins développé dans l'intestin valvulaire, c'est-à-dire de cette sous-muqueuse qu'Edinger nomme, chez l'Ammocète, *kavernöse Schleimhaut*, et sur laquelle nous aurons à revenir, tant chez les Cyclostomes que chez les Sélaciens.

Le réseau externe de Meckel se trouve entre le péritoine et la tunique musculaire de l'œsophage ; ses rameaux sont beaucoup plus volumineux que ceux qui serpentent dans le mésentère, sauf chez la Raie « qui se rapproche à tant d'égards des animaux supérieurs » et où, en revanche, les rameaux mésentériques sont volumineux. Les chylifères accompagneraient de chaque côté les vaisseaux sanguins en s'anastomosant abondamment ; ils se réuniraient ordinairement dans des troncs qui s'ouvrent dans un réservoir du chyle, comparé par Fohmann à la *citerne de Pecquet*, et dont la disposition varie chez les Poissons. Ce réservoir est placé près de la partie antérieure de l'estomac et donne naissance à un *canal thoracique* qui, simple à son origine, ne tarde pas à se bifurquer en deux troncs qui débouchent dans les veines caves (cardinales ou azygos). Indépendamment du « réservoir ordinaire », des dilatations particulières se remarqueraient chez quelques Poissons ; c'est ainsi qu'il existe chez la Raie des vaisseaux volumineux, flexueux, anastomosés en

réseaux. Toujours d'après Meckel, chez les Raies et les Requins, le réservoir du chyle, au lieu de former une dilatation distincte, est représenté par des vaisseaux longitudinaux élargis.

On le voit, le souci de retrouver chez les Poissons des dispositions analogues à celles des Mammifères se manifeste ici d'une manière frappante, jusque dans le choix des expressions qui servent à désigner des parties qui n'ont pourtant aucun rapport réel, même de position, avec la citerne de Pecquet et le canal thoracique.

Duméril, dans son Ichthyologie générale (1865), reproduit les travaux précédemment cités.

En 1867, Robin [**6** et **7**], revenant sur ses précédents travaux, commence à jeter quelque clarté sur la question, jusqu'alors si obscure et si pleine de confusions, des lymphatiques des Poissons. Il pose tout d'abord en principe, contrairement à ce qu'il admettait dans ses descriptions antérieures, « que la division des lymphatiques des Poissons en *superficiels* et en *profonds* ou *viscéraux*, doit être abandonnée, le premier de ces ordres de vaisseaux n'existant pas dans cette classe de Vertébrés ». Les vaisseaux décrits par de nombreux auteurs, et par Robin lui-même, comme des lymphatiques superficiels, sont en réalité des *veines*.

Voici donc un point établi : jusqu'à cette époque, on admettait que certains vaisseaux superficiels étaient lymphatiques, et les descriptions s'ajoutaient aux descriptions sans que l'idée vînt de rechercher plus sérieusement pourquoi ces vaisseaux étaient réputés lymphatiques. Il est du reste bon de remarquer que cette distinction est plus difficile à établir chez les Poissons que chez les Vertébrés supérieurs. En effet, chez ceux-là, les vaisseaux sont vides la plupart du temps, tout au moins chez les sujets morts depuis quelques instants, et les vivisections elles-mêmes ne permettent pas toujours de prélever facilement un peu du contenu de ces vaisseaux. Le critérium de ce contenu n'est donc pas facilement invoquable ; ce n'est du reste que dans ces temps der-

niers que l'on a fait des observations précises sur ce sujet. Néanmoins, en tournant ses recherches de ce côté, Robin put arriver à trouver du sang dans des vaisseaux jusqu'alors réputés lymphatiques.

Robin décrit spécialement la Torpille, en la comparant, lorsqu'il y a lieu, avec les autres Plagiostomes. Il y reconnaît une abondante vascularisation lymphatique viscérale. Les lymphatiques de tous les organes qui en sont pourvus (1) se jetteraient dans deux réservoirs prismatiques triangulaires, correspondant à chacune des deux veines caves. Les réservoirs s'abouchent dans la dilatation que les veines caves présentent chez tous les Plagiostomes, avant leur arrivée dans les sinus de Monro, le point précis de cet abouchement *variant non seulement avec les espèces, mais encore avec les individus*, au point de ne pouvoir être fixé. Ces deux réservoirs « lymphatiques » sont situés dans l'épaisseur d'un repli mésentérique plus ou moins étroit d'une espèce à l'autre, occupant l'angle que forme l'estomac avec la veine cave. Quant aux conduits collecteurs des réseaux lymphatiques, ils accompagneraient les vaisseaux sanguins des organes, l'aorte et les veines caves, et dans ces conduits satellites viendraient se jeter tous les réseaux de tous les organes ; ils se réduisent à deux ordres : ceux de l'appareil digestif, ceux de l'aorte et des veines caves. Robin les décrit en détail.

En 1879, Sappey publia un ouvrage fort considérable sur

(1) Ce sont : « 1° Le tube digestif depuis la fin de l'œsophage jusqu'à l'anus ; 2° le pancréas et son conduit, *mais la rate en est dépourvue* ; 3° les conduits hépatiques, la vésicule du fiel et le canal cholédoque ; 4° les oviductes, les canaux déférents et le cloaque, mais l'ovaire et le testicule en manquent ; 5° le péritoine qui passe au-devant du rein en est pourvu, et ils cessent sur les côtés externes de cet organe, mais la substance propre de celui-ci en est réellement dépourvue ; 6° le cœur, la portion intrapéricardique de l'artère branchiale, le péricarde, possèdent des lymphatiques qui viennent se joindre à ceux de la fin de l'œsophage par des troncs qui se trouvent à la face interne du conduit péricardo-péritonéal. La surface des sinus veineux sus-hépatiques, celle de la veine cave et de ses dilatations ou sinus, celle des branches de la veine porte et des artères correspondantes, en sont pourvues également. » (Robin, *loc. cit.*, p. 1 [**6**]).

le système lymphatique des Poissons [2] (1). Il étudie en détail les Sélaciens, mais, comme le lui reproche justement P. Mayer [2], il décrit « la Raie » et « le Squale » sans préciser autrement les espèces. Sappey décrit soigneusement la technique, d'ailleurs assez primitive, qu'il emploie, et qu'il avait déjà partiellement décrite, en 1874, dans la première partie d'un travail dont l'ensemble parut en 1885 [3]. En ce qui concerne la topographie de l'appareil vasculaire intestinal, Sappey donne de bonnes descriptions, relatives tant au système veineux qu'au système lymphatique ; mais la confusion entre ces deux systèmes est poussée d'autant plus loin que l'auteur, rompu à l'anatomie humaine, paraît moins bien connaître celle des Poissons. La signification des veines qu'il rencontre lui échappe le plus souvent ; c'est ainsi qu'il décrit comme des nouveautés les « lacs sanguins sus-œsophagien et sous-œsophagien », qui sont en réalité : le premier, le sinus de Monro, et le second, le sinus sus-hépatique. La description qu'en donne Sappey est du reste excellente, et l'on ne peut mieux faire que de s'y référer en ce qui concerne la Morphologie.

D'après Sappey, « les trois viscères de la digestion : œsophage, intestin, estomac » sont très abondamment pourvus de lymphatiques ; leur tunique muqueuse est le point de départ d'un grand nombre de radicules absorbantes, lesquelles émanent, pour la plupart, des glandes qui en dépendent. Parvenues dans la couche celluleuse, elles communiquent, et forment des réseaux d'une incomparable richesse. Les conclusions de cet auteur sont qu'il existe trois ordres de lymphatiques : dans la peau, les muscles et les viscères, et qu'en outre les Plagiostomes sont pourvus de glandes lymphatiques.

Phisalix, en 1885, dans ses Recherches sur la rate des Ichthyopsidés, traite accessoirement des « lymphatiques »

(1) Les trois numéros bibliographiques relatifs à Sappey peuvent être consultés avantageusement ; mais en ce qui concerne les Poissons, le n° 2 est le plus intéressant.

intestinaux des Sélaciens. Cet auteur décrit avec soin un système lymphatique qu'il déclare « très difficile à mettre en évidence par les injections, surtout dans les genres *Scyllium*, *Acanthias*, *Carcharias*, *Mustelus* ; mais chez les Raies, ils (les lymphatiques) offrent un développement beaucoup plus considérable, et l'on peut assez facilement les remplir avec une masse au bleu de Prusse ». Phisalix décrit un réseau lymphatique superficiel, qui se distribue dans la capsule de la rate (1), et un réseau profond qui pénètre avec les vaisseaux dans l'intérieur de l'organe. Le premier forme de fins canaux, anastomosés en mailles ; le second est formé par les « lymphatiques » qui accompagnent les artères et les veines. « Quand on coupe en deux une rate dont les lymphatiques ont été injectés au bleu, on voit, sur les surfaces de section, tout autour des gros vaisseaux, la coupe des lymphatiques qui les accompagnent, sous forme de petits cercles bleus. On peut de même les suivre par la dissection, et reconnaître qu'ils affectent vis-à-vis des vaisseaux la même disposition qu'en dehors de l'organe (2). » De ces recherches on peut retenir ce fait que, contrairement à Robin, Phisalix reconnaît des lymphatiques spléniques. On trouvera exposées, dans la partie de l'historique relative à l'Histologie, les conclusions de cet auteur et du précédent en ce qui concerne l'anatomie microscopique.

Il convient maintenant de passer en revue l'histoire des recherches histologiques auxquelles a donné lieu la vascularisation intestinale des Cyclostomes et des Sélaciens. Dans ce nouveau chapitre, je réunirai ce qui a trait à la vascularisation sanguine, et ce qui a trait à la vascularisation dite lymphatique.

(1) Ceci est à opposer à ce que dit Robin (Voy. ci-dessus, p. 21), qui trouve la rate dépourvue de lymphatiques chez les Plagiostomes.

(2) Comparer cette description avec ce que je dis plus loin (p. 101) de ces fins vaisseaux satellites des gros troncs vasculaires, et avec la figure 21.

HISTOLOGIE

En 1852, Leydig publia sur les Squales et les Raies [2], puis en 1853, sur les Poissons et les Reptiles [3], des recherches qui n'ont pas été reprises depuis dans cette forme, et qui restent encore la base à laquelle il convient de se reporter lorsqu'on étudie l'Histologie des Vertébrés inférieurs.

En 1857, le même auteur publia un Traité d'Histologie comparée, bientôt traduit en français [5], dans lequel on trouve d'excellentes indications résumant celles des précédents ouvrages de Leydig.

Leydig constata l'existence d'une musculature lisse dans la muqueuse intestinale et dans la valvule spirale des Sélaciens. Il étudia la structure des gros vaisseaux de *Raja batis*, *Spinax niger*, *Torpedo*, *Scymnus lichia*..., et établit que la couche fondamentale des artères, des veines et des capillaires était toujours constituée par de la substance conjonctive, la paroi vasculaire ne se composant même que de cette substance et de fibres élastiques dans bien des cas, surtout dans les *veines* et les *sinus veineux* des Poissons (1).

En ce qui concerne les lymphatiques, d'après sa propre expression, Leydig « expose des faits qui pourraient servir à aplanir les difficultés qui ont existé sur cette question ». Un phénomène remarquable et très général, dit-il, relativement au parcours des vaisseaux lymphatiques chez les Poissons et les Amphibies, consiste en ce que les vaisseaux sanguins sont entourés, comme par des gaines, par les vaisseaux lymphatiques. C'est ce que Bojanus avait reconnu pour la première fois sur l'aorte descendante de la Tortue, où le canal thoracique lui apparut comme une gaine placée autour du vaisseau sanguin. Étendant cette conception, Leydig n'hésite pas à décrire comme une gaine lympha-

(1) « Les grands réservoirs sanguins que l'on rencontre par exemple dans l'abdomen des Sélaciens ne sont autre chose que de simples cavités du tissu conjonctif. » (Leydig [5].)

tique l'ensemble des glandes qui entourent certains vaisseaux chez les Poissons osseux, glandes dont la véritable nature fut ensuite reconnue par Legouis, et qui constituent, *non pas des lymphatiques*, mais un *pancréas diffus*. Je démontrerai plus loin que, chez les Sélaciens, *au moins dans certaines régions*, cette gaine assez étrange, dont sont entourés certains vaisseaux, est en réalité constituée par du tissu conjonctif, mélangé à des faisceaux musculaires d'un aspect tout particulier ; dans cet ensemble se trouvent plongés de nombreux vasa vasorum dont j'ai pu, dans la plupart des cas, suivre le trajet et reconnaître l'origine purement veineuse (Voy. fig. 21 et 22).

A Leydig revient le mérite d'avoir découvert, en rapport avec les vaisseaux intestinaux des Sélaciens, des corps qui ont avec ces vaisseaux des relations étroites, et qui, revus ensuite par divers auteurs (Sappey, P. Mayer, Phisalix...), n'en sont pas moins restés énigmatiques. Leydig vit en effet des *glomérules vasculaires*, qu'il considérait comme résultant du pelotonnement d'un vaisseau sanguin, sur le parcours des vaisseaux de la rate et du tube digestif de *Raja batis, Trygon pastinacca*, et divers autres Poissons ou Amphibies. La figure qu'il donne de ces glomérules vasculaires permet une identification exacte avec ce qu'ont vu les auteurs suivants.

Avec Leydig commence une discussion sérieuse des descriptions précédemment faites. Les travaux de Fohmann, Panizza, et Rusconi, effectués surtout à l'aide d'injections de mercure, avaient été combattus par Mayer, qui, remplissant les vaisseaux avec du lait, était arrivé à cette conclusion que presque tous les canaux décrits par Panizza (et par les autres) comme des lymphatiques, n'étaient que des *cavités creusées dans le tissu conjonctif*, *des espaces situés entre des lamelles de membranes conjonctives et séreuses*. Leydig reprit cette étude ; il voulut concilier les deux théories adverses, en admettant que Fohmann, Panizza, et Rusconi, avaient bien injecté des lymphatiques, mais que ces

lymphatiques n'avaient que la signification morphologique de cavités du tissu conjonctif. « Le véritable point resté litigieux entre Panizza et Rusconi, à savoir si par exemple le vaisseau sanguin est placé réellement dans le vaisseau lymphatique, ou bien s'il a avec lui les mêmes rapports que le cœur avec le péricarde, ce point, dit Leydig, trouve sa solution dans des considérations histologiques. En effet, la paroi des artères incluses n'est pas purement musculaire; elle renferme aussi du tissu conjonctif, par lequel la paroi du vaisseau lymphatique enveloppant se relie au vaisseau sanguin au moyen de lamelles et de trabécules. Aussi pourrait-on dire que la tunique adventielle des artères est devenue le vaisseau lymphatique enveloppant. » Leydig ne s'est assurément pas trompé en décrivant cette gaine, autour de certains vaisseaux sanguins ; il est facile de la retrouver. Mais pourquoi la croit-il lymphatique ? Aucune raison n'en est donnée dans ses travaux, et c'est sur la foi de descriptions faites par Bojanus sur la Tortue qu'il établit cette assimilation à des lymphatiques.

Les travaux, précédemment signalés, de Sappey, se complètent par des recherches histologiques qu'il oppose, dans certains cas, à celles de Leydig. Il décrit sous le nom de « cœurs lymphatiques », et sans les reconnaître, les glomérules vasculaires découverts par ce dernier. Il les considère comme caractérisant le système lymphatique, et attribue à leur existence une généralité qui ne lui a pas été reconnue depuis ; il les décrit en effet dans toutes les parties du tube digestif d'un grand nombre de Sélaciens, alors que les autres auteurs ont eu, et ont encore, beaucoup plus de difficulté à les retrouver. Il les décrit, en outre, dans les lymphatiques de la peau et des muscles. Ces cœurs lymphatiques auraient, d'après Sappey, un rôle d'occlusion totale ou partielle des vaisseaux, et agiraient ainsi comme propulsifs, d'où leur nom.

Le même auteur fait une vive critique de l'opinion, émise par Leydig, d'après laquelle des vaisseaux san-

guins pourraient être renfermés dans des lymphatiques. Il considère les Sélaciens comme ayant un système lymphatique incomparablement plus développé que les Téléostéens, et trouve dès lors tout naturel qu'il apparaisse chez eux des organes nouveaux, tels que les cœurs lymphatiques.

Cattaneo [**1** et **2**], qui a longuement étudié le tube digestif des Poissons, a retrouvé les « glomérules » ou « corpuscules » lymphatiques sans les homologuer, et les nomme « corpuscules fibrillaires », en raison de leur structure ; il ne vit pas leurs rapports avec les vaisseaux, et leur attribua le rôle d'organes de soutien de la paroi stomacale.

Phisalix, dans ses Recherches sur la rate des Ichthyopsidés, parle assez longuement de la vascularisation fine de cet organe. Il a retrouvé ces mêmes formations auxquelles il donne le nom de « boutons lymphatiques » ; il les considère comme formées de fibres conjonctives enroulées en 8, entourant les vaisseaux lymphatiques et communiquant avec la cavité de ceux-ci. Il les suppose pouvoir être le lieu d'origine des lymphatiques.

Enfin, en 1888, P. Mayer [**2**] publia un remarquable travail dans lequel la question est nettement posée de savoir si, de toutes les recherches précédentes, on peut conclure à l'existence d'un véritable système lymphatique, et en particulier de véritables vaisseaux chylifères, chez les Sélaciens. P. Mayer déclare ne pas trouver de caractères permettant d'affirmer l'existence de ces derniers vaisseaux. Il démontre notamment que les « glomérules », « corpuscules » ou « cœurs lymphatiques » ne sont pas exclusifs à des lymphatiques, mais peuvent se rencontrer sur les veines, sur les artères, et même être communs à plusieurs vaisseaux, une seule de ces formations entourant d'un cercle unique plusieurs vaisseaux contigus. Ils ne sauraient donc être considérés comme caractéristiques de vaisseaux chylifères. Après avoir longuement discuté leur rôle, il se rallie, au moins partiellement, quant à ce rôle, à l'opinion de Sappey, et leur donne le nom de *sphincters*, qui doit prévaloir.

P. Mayer rappelle l'opinion, émise par Robin [6], que les profondeurs auxquelles vivent les Sélaciens pourraient avoir une influence sur la manière d'être de leur appareil circulatoire. D'après ses recherches, cette condition, ainsi que les autres, paraît être sans action sur la présence ou l'absence des sphincters, qui, abondants chez certaines espèces, manquent ou sont peu nombreux chez d'autres espèces ayant un mode de vie identique. Il combat, par le fait même, l'opinion de Sappey qui tendait à faire admettre la généralité de l'existence des sphincters chez tous les Sélaciens. Il étudie encore l'apparition et la destruction de ces sphincters, et, malgré l'irrégularité et l'inconstance de leur présence, écarte l'idée de voir en eux des produits pathologiques. Au point de vue de leur apparition, P. Mayer en observa qui, d'un côté, se perdaient en un prolongement dans le tissu conjonctif environnant (estomac de *Raja punctata*). D'autres naissaient aux dépens de la musculature stomacale. Dans les artères du tractus de *Raja clavata* (1), il est hors de doute, dit P. Mayer, que le sphincter est situé en dehors de la musculaire proprement dite, et est une formation supplémentaire. « Si les sphincters sont des épaississements supplémentaires de la paroi du vaisseau, par addition d'une musculature lisse au tissu enveloppant, on comprend le cas où deux vaisseaux conservent un même sphincter. Ce qu'on ne comprend pas, dit P. Mayer [2], c'est la façon dont l'enroulement se produit autour du vaisseau, et pourquoi il est si localisé. »

Au point de vue de leur structure, cet auteur a vu dans les parois de l'estomac, à côté des sphincters clairs, homogènes, d'autres sphincters foncés et granuleux, et se présentant comme s'ils étaient en histolyse. Il serait possible par suite, dit-il, qu'il y ait une destruction des anciens sphincters, et une continuelle néoformation; ainsi s'expliqueraient les nombreux cas dans lesquels des régions entières sont

(1) C'est l'espèce le plus favorable à l'étude de ces sphincters.

dépourvues de sphincters, alors que d'autres en présentent en abondance.

Je mentionnerai encore, et ce sera la fin de cet historique, le récent travail d'Oppel, dans lequel les notions bibliographiques relatives à l'anatomie microscopique du sujet qui nous intéresse, sont condensées de la façon la plus avantageuse, de manière à permettre de prendre rapidement un aperçu de tout ou partie de ce sujet.

ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

Où le système sanguin intestinal finit-il chez les Sélaciens, et où commence un système chylifère? Ce dernier système existe-t-il vraiment ? Telles sont les questions qui ressortent de l'exposé précédent.

En ce qui concerne les vaisseaux autrefois regardés sans conteste comme lymphatiques superficiels, après en avoir repris l'étude Robin n'hésita pas à les faire rentrer dans le système veineux, où ils occupent du reste une place à part. Y a-t-il lieu de faire la même chose pour les lymphatiques profonds, et en particulier pour les *chylifères*, si complaisamment décrits par une foule d'auteurs qui, à bien prendre, se répètent les uns les autres, et considèrent d'emblée comme lymphatique ce que leurs prédécesseurs ont à tort ou à raison considéré comme tel. Si l'on examine par exemple les planches du mémoire de Robin sur les lymphatiques des Torpilles, on voit que certains gros vaisseaux de l'intestin, incontestablement veineux, sont représentés comme lymphatiques. Cette confusion ne fait que s'accentuer pour les petits vaisseaux.

Enfin les profondeurs très différentes auxquelles vivent les Sélaciens interviennent-elles pour modifier cette vascularisation, ou tout au moins pour l'influencer, comme certains auteurs se le sont demandé? et quelle peut être la signification des variations si considérables que l'on observe

dans leur appareil sus-hépatique, dont l'étude se rattache intimement à celle du système porte et de la vascularisation intestinale ?

Tels sont les points principaux sur lesquels les débats sont actuellement ouverts, et que j'espère contribuer à éclaircir en reprenant leur étude. Cette étude commencera par les Cyclostomes, chez lesquels on trouve des dispositions fort simples, qui aident à comprendre les dispositions plus compliquées que présentent les Sélaciens.

TECHNIQUE

Dans ce chapitre, j'exposerai les *procédés* qui m'ont servi au cours de ce travail. Cet exposé sera divisé en deux parties : l'une relative à l'Anatomie, l'autre à l'Histologie.

I. — ANATOMIE

Dans la majorité des cas, mes recherches ont été faites sur des sujets frais. Je me suis assez souvent trouvé dans la nécessité de conserver ces sujets avant d'en entreprendre l'étude. Dans ces derniers cas, je conservais d'une part les sujets ou les organes destinés à l'étude anatomique, et d'autre part, à l'aide de procédés différents, les organes ou fragments d'organes destinés à l'histologie. Ces derniers procédés consistaient en *fixations* que je décrirai dans le second chapitre de la technique.

J'ai largement employé le mode de conservation le plus classique, celui de l'*alcool*. Ainsi que se plaisait à le rappeler feu G. Pouchet, on a pu dire que sans ce liquide l'Anatomie comparée n'existerait pas. En effet, ses propriétés conservatrices sont des plus précieuses, mais il faut l'employer judicieusement. Pour conserver des pièces destinées à des recherches d'anatomie macroscopique, j'ai eu le plus grand soin de ne le faire agir que progressivement, à des concen-

trations de plus en plus fortes, et, lorsque je l'ai pu, j'ai chassé au préalable le sang des organes par une injection d'eau dans les artères. Sans cette dernière précaution, on obtient une injection naturelle des vaisseaux, utile dans certains cas, mais nuisible lorsqu'on veut ensuite procéder à une injection artificielle, par suite de la formation, sous l'influence de l'alcool, de caillots qui obstruent ces vaisseaux. C'est à ce procédé de conservation par l'alcool que je donne, en principe, la préférence ; je répète qu'il demande quelques précautions lorsqu'on veut en tirer tous les avantages qu'il est susceptible de donner. L'alcool à 50° peut servir à la conservation définitive des organes, lorsque ceux-ci ont déjà passé dans des alcools plus faibles. Enfin il est préférable de se servir d'alcool éthylique, même dénaturé, car l'alcool méthylique jouit de propriétés durcissantes trop énergiques.

La *formaldéhyde*, fort employée depuis quelques années, ne saurait, au point de vue spécial de la conservation pour des recherches anatomiques, être placée au même niveau que l'alcool (1). En revanche, elle lui est supérieure, à divers points de vue, pour la conservation en collection des sujets déjà préparés. Généralement on l'emploie à des titres beaucoup trop forts. Celui de 3 p. 100 paraît être toujours suffisant, et, dans le cas d'organes minces, facilement pénétrables, le titre de 1 p. 100 m'a donné de bons résultats. De même que pour l'alcool, il vaut mieux employer des solutions faibles, et les renouveler, que de faire agir immédiatement une solution forte. Ces deux liquides, employés à trop haute dose, durcissent les objets au point de les rendre cassants et presque inutilisables, et ce dernier inconvénient est encore plus accentué avec la formaldéhyde qu'avec l'alcool éthylique.

Un autre procédé de conservation, aussi excellent que peu employé, est celui de la saumure. Comme les précé-

(1) Peut-être, cependant, dans certains cas spéciaux (étude du cerveau...), doit-elle être préférée, soit pure, soit à l'état de mélange.

dents, il demande quelques précautions. D'abord il convient de se servir de solutions salines saturées, plutôt que de plonger les organes dans du sel non dissous; ce dernier procédé est suffisant pour la conservation purement extérieure d'organes volumineux, charnus, mais pour des organes délicats, comme l'intestin, une solution est presque indispensable.

Avec ces trois procédés de conservation, mais surtout avec le premier et le dernier, j'ai obtenu des pièces faciles à étudier, même longtemps après leur prélèvement. Dans tous les cas, qu'il se soit agi de pièces fraîches ou de pièces conservées, j'ai presque toujours eu recours à des injections colorées pour suivre les trajets vasculaires. Les formules de masses à injection sont des plus variées. Celles que j'ai employées de préférence sont les masses *au suif* ou *à la gélatine*; injectables à chaud, elles sont difficiles à employer en dehors d'un laboratoire bien organisé, mais leur emploi est en général préférable; elles permettent notamment l'étude immédiate des pièces injectées, tandis que certaines autres masses doivent subir une coagulation plus ou moins lente.

Trois sortes de suifs se trouvent en général dans le commerce : le suif de créton, préparé à l'aide de procédés physiques, le suif de place et le suif raffiné, obtenus par l'action d'agents chimiques. Leur point de fusion va en croissant du premier au dernier; ce point est de la plus haute importance dans la confection des masses à injection, car certains suifs ne sont fusibles qu'à une température relativement élevée, nuisible à l'intégrité des organes, et ne doivent pas être employés; ces derniers suifs donnent en outre des masses cassantes, se prêtant moins bien à la dissection que des masses malléables.

Je me suis généralement servi de suif de place, simplement additionné d'une matière colorante (vermillon *naturel* ou bleu d'*outremer*) finement broyée et bien incorporée à la masse. Il est bon de filtrer celle-ci, ou tout au moins de la décanter; cette dernière opération fait perdre une certaine

quantité de vermillon, qui se réunit au fond du vase. La masse au suif peut être rendue très fluide par l'addition d'axonge ou surtout d'essence de térébenthine ; elle peut au contraire être rendue plus dure, et moins fusible, par addition de cire. Dans ce dernier cas, il est bon d'ajouter une très petite quantité de térébenthine de Venise (en pâte), qui joue le rôle de liant. Une injection préalable d'essence de térébenthine dans les vaisseaux donne plus de finesse et de pénétration à l'injection, mais elle communique à celle-ci une fluidité que l'on peut vouloir éviter pour la conservation ou l'étude ultérieure de la préparation.

Les injections à la gélatine sont préférables en ce sens qu'elles permettent la mise en *coupes*, et par suite l'étude microscopique, des organes injectés. Les masses à la gélatine se préparent en faisant ramollir celle-ci dans l'eau froide, puis en la dissolvant à chaud dans une quantité d'eau plus ou moins grande, selon que l'on veut obtenir une injection plus ou moins pénétrante. Leur coloration est moins facile que celle du suif, pour lequel toutes les couleurs, broyées à l'huile ou non, peuvent être employées (1). Une seule bonne coloration est *facile* avec la gélatine, c'est celle du bleu de Prusse. La coloration au carmin exige des manipulations pour le détail desquelles je renvoie aux traités spéciaux (Bolles Lee, Robin...), et qui donnent rarement de très bons résultats, par suite de l'extrême facilité avec laquelle le carmin diffuse en dehors du vaisseau. Avant l'emploi de la formaldéhyde, la conservation des pièces injectées à la gélatine était assez difficile ; l'alcool déshydratait celle-ci et modifiait l'aspect de la préparation. Au contraire, en se servant, pour la conservation définitive, de formaldéhyde à 3 p. 100, ou à un titre voisin, la gélatine est rendue insoluble et conserve à la fois son volume et sa transparence.

Pour employer ces masses injectables à chaud, il convient

(1) Jusqu'ici, les anilines n'ont pu servir : elles se dissolvent dans la liqueur de conservation.

de réchauffer les objets à injecter, par immersion dans l'eau chaude. Cette immersion doit être assez prolongée, et l'eau maintenue à une température telle que l'on puisse y plonger la main sans que la sensation de chaleur soit désagréable, c'est-à-dire un peu au-dessous de la température du corps humain.

Quant aux masses injectables à froid, elles sont nombreuses, mais moins parfaites que les précédentes, et je m'en suis rarement servi. Le procédé au bichromate de plomb (1) n'est utilisable que pour une étude rapide d'organes non destinés à être conservés. Les masses au vernis, ou à la gomme, ne se coagulent que lentement; ce fait les rend peu utilisables. L'injection de plâtre coloré, et très délayé, m'a donné de bons résultats : Parker s'en est également servi dans ses recherches sur *Mustelus antarcticus*.

Presque toutes les recherches sur l'appareil lymphatique, dont j'ai eu à parler dans l'Historique, ont été effectuées à l'aide d'injections de mercure. Je fais à celles-ci le reproche capital de créer des vaisseaux même dans les tissus les moins vasculaires et les plus compacts. Ce fait est très compréhensible. Les injections de mercure se pratiquent soit avec une seringue, soit, d'après le procédé Sappey, au moyen d'un vase rempli de mercure, placé à un niveau supérieur à celui du sujet à injecter, et dont le contenu se déverse par l'intermédiaire d'un tube de caoutchouc et d'une canule perforante. Cette canule perforante est introduite au hasard dans les tissus, on admet que le mercure pénètre alors soit directement dans un lymphatique, soit dans des espaces du tissu conjonctif, et de là dans le système lymphatique. En réalité, soit que l'on emploie ce procédé, soit que l'on injecte du mercure, au moyen d'une seringue, dans un trajet reconnu lymphatique, le poids de la masse injectée détermine le plus souvent des

(1) On se sert d'un bichromate précipité immédiatement au moment de l'emploi, en mélangeant des solutions concentrées d'acétate de plomb et de bichromate de potasse.

ruptures, par lesquelles le mercure s'échappe en formant des réseaux qui ne sont rien moins que naturels. J'ai eu l'occasion d'étudier, les unes après les autres, presque toutes les pièces de la collection Sappey, aujourd'hui déposées dans les Galeries d'Anatomie comparée du Muséum; ces pièces, d'ailleurs fort remarquables, et dans lesquelles la sagacité de Sappey a dû reconnaître ce qui est vraiment lymphatique de ce qui est dû à des accidents de préparation, présentent fort souvent de ces diffusions par suite de rupture des parois vasculaires. D'ailleurs, même dans le cas où la canule perforante ne rencontre pas de vaisseaux, le poids du mercure est suffisant pour déterminer des dissociations partielles, surtout dans le tissu celluleux, et y créer des plexus contre la richesse desquels il convient de se mettre en garde.

La pratique délaissée, et presque inconnue aujourd'hui, de l'*hydrotomie*, due à Lacauchie [2], est, au contraire, de nature à aider dans l'étude de la vascularisation. Cette pratique consiste dans un lavage très prolongé des tissus, par injection d'eau dans les vaisseaux. Les organes hydrotomisés deviennent transparents, et l'on peut y suivre facilement les trajets des vaisseaux, des nerfs... L'hydrotomie peut rendre à l'anatomie macroscopique des services comparables à ceux que les réactifs éclaircissants rendent à la microscopie.

J'ai exposé (p. 90) le procédé dit d'injection naturelle, qui repose sur la coagulation du sang *in situ*. Presque tous les agents fixateurs étant coagulants, donnent d'eux-mêmes ces injections. Mais on emploie spécialement pour cela la liqueur de Müller, ou mieux l'alcool nitrique. Le perchlorure de fer (formule de Robin) m'a donné de mauvais résultats.

II. — HISTOLOGIE

Fixations. — Le sublimé, en solution aqueuse saturée à froid, additionnée si possible de 1 p. 100 d'acide acétique

au moment de l'emploi, et agissant pendant environ six heures, m'a donné d'excellents résultats, la liqueur de Zenker également. Pour des recherches qui relèvent plutôt de l'Anatomie microscopique que de l'Histologie proprement dite, ces deux fixateurs sont suffisants. Ils nécessitent des lavages ultérieurs à l'alcool iodé, qui compliquent un peu leur emploi. L'alcool à 90°-95°, et la formaldéhyde à 5-10 p. 100 (1), m'ont donné des résultats à peu près égaux en *valeur définitive*, bien que ces liquides agissent différemment sur les tissus.

Ce n'est qu'à titre exceptionnel que je me suis servi de fixateurs plus complexes, comme le liquide de Flemming.

Pour l'étude des endothéliums, je me suis servi avantageusement du liquide de Renaut :

Acide osmique, 1 p. 100..............	1 vol.	4 vol.
Acide picrique (sol. aqueuse saturée).	4 vol.	
Nitrate d'argent à 1 p. 100		1 vol.

C'est en injections interstitielles, et intravasculaires, que j'ai employé ce liquide ; les pièces étaient ensuite traitées par l'alcool à 90-95°.

Les injections de solutions argentiques : nitrate à 1-2,5 p. 100, ou à la gélatine nitratée, m'ont également servi. Dans ce dernier cas, la masse à injection était ainsi composée :

Solution de nitrate d'argent à 1 p. 100........	100 grammes.
Gélatine (préalablement ramollie dans l'eau distillée)	10 —

Dans tous les cas, je procédais à un lavage préalable des vaisseaux par injection de sérum artificiel (solution dite physiologique ou sel marin à 7,5 p. 1000). Parfois, la pratique des imprégnations m'a servi moins à étudier la forme des endothéliums qu'à reconnaître la présence ou

(1) C'est-à-dire renfermant 5-10 p. 100 de la solution commerciale, laquelle renferme 40 p. 100 d'aldéhyde gazeuse. Cette solution est à recommander pour la fixation (dans le but de recherches d'anatomie microscopique et non d'histologie fine) des organes injectés à la gélatine.

l'absence de fins vaisseaux ou de lacunes vasculaires. Tel a été le cas pour les lacunes de la sous-muqueuse dans la valvule spirale et les parois intestinales. A cet effet, je procédais à une injection interstitielle de liquide de Renaut, sans lavage préalable de l'organe. Les impuretés fixées à la paroi des vaisseaux, et y réduisant le nitrate, pouvaient alors altérer la netteté des lignes intercellulaires, mais en revanche cette injection interstitielle pénétrait dans *toutes* les lacunes ou vaisseaux voisins du point injecté, mieux qu'une injection vasculaire à la gélatine ; si, aux lacunes que je décris comme veineuses, s'en ajoutaient d'autres, de nature lymphatique, je les aurais certainement injectées de cette manière, et par comparaison avec des pièces semblables, mais injectées à la gélatine, je les aurais mises en évidence.

Coupes. — Désirant avoir plutôt une connaissance d'ensemble des tissus que de fins détails de leur structure, je me suis attaché, le plus souvent, à obtenir des coupes assez larges, pratiquées sur des fragments d'organes relativement volumineux ; j'ai dû employer pour cela la méthode au collodion. En portant le fragment d'organe, préalablement déshydraté par la série des alcools, et imprégné d'éther, dans une capsule remplie de collodion *très liquide* et placée sur la platine chauffante, on obtient une pénétration presque aussi rapide qu'avec la paraffine. Cette excellente méthode m'a été enseignée, comme beaucoup d'autres, par M. Pettit. La préparation, montée dans du collodion *épais*, après avoir été ainsi chauffée pendant environ deux heures, est ensuite immergée dans :

Glycérine........................ 1 partie.
Alcool à 75°........................ 2 parties.

Une inclusion faite le matin, et plongée aussitôt dans ce liquide, peut être mise au microtome dans l'après-midi. En résumé, ce procédé est presque aussi expéditif que celui à la paraffine.

Colorations. — Trois réactifs m'ont servi parallèlement et ont été appliqués à toutes mes coupes, ce sont :

1° Le carmin aluné.

2° L'hématoxyline de Delafield, suivie d'un traitement à l'éosine.

3 La liqueur de Van Gieson, modifiée comme suit :

Acide picrique (sol. aqueuse saturée)......	200 cent. cubes.
Saurefuschine (de Grübler) à 1 p. 100......	2 —

L'emploi du carmin aluné est des plus simples, je n'ai donc pas à le décrire. Il m'a paru préférable d'employer les autres réactifs à l'état de dilutions agissant pendant un certain temps, plutôt qu'à l'état pur; c'est dans ce but que j'ai augmenté la dose normale de solution picrique de la liqueur de Van Gieson. On obtient ainsi, avec le matériel que j'ai eu à étudier, des colorations beaucoup mieux différenciées.

La comparaison de coupes colorées par chacun de ces trois réactifs est des plus instructives, et permet de comprendre des structures qu'un seul d'entre eux ne résoudrait pas.

En outre, le procédé à l'orcéine m'a permis de déceler des fibres élastiques que je n'aurais, le plus souvent, pas vues autrement. Le liquide dans lequel je plongeais les coupes était ainsi composé :

Eau....................................	20 cent. cubes.
Orcéine de Grübler pour fibres élastiques...	0gr,50
Alcool à 95°............................	40 cent. cubes.
Acide azotique pur........................	XX gouttes.

Laisser agir pendant 24 heures et décolorer par l'alcool chlorhydrique.

C'est le baume du Canada qui m'a toujours servi comme milieu définitif.

CYCLOSTOMES

I. — ANATOMIE

Les Cyclostomes ont été l'objet d'un grand nombre de travaux, parmi lesquels je signalerai, comme se rapportant directement ou non à ce sujet, ceux de Rathke [**3**], Magendie et Desmoulins, Joh. Müller [**2**], Leydig [**3**], Brinton, Schulze, Langerhans, Edinger, Cattaneo [**1** et **2**], A. Claypole, Vogt et Yung.

J'ai pu étudier *Petromyzon marinus*. Son intestin est rectiligne, d'un diamètre décroissant de la bouche à l'anus, et dépourvu de tout mésentère. Dans sa partie terminale, il est relié à la paroi dorsale du corps par de courts vaisseaux artériels et veineux, assurant à eux seuls la vascularisation intestinale, dont la simplicité se trouve en rapport avec celle du tube digestif lui-même (fig. 1).

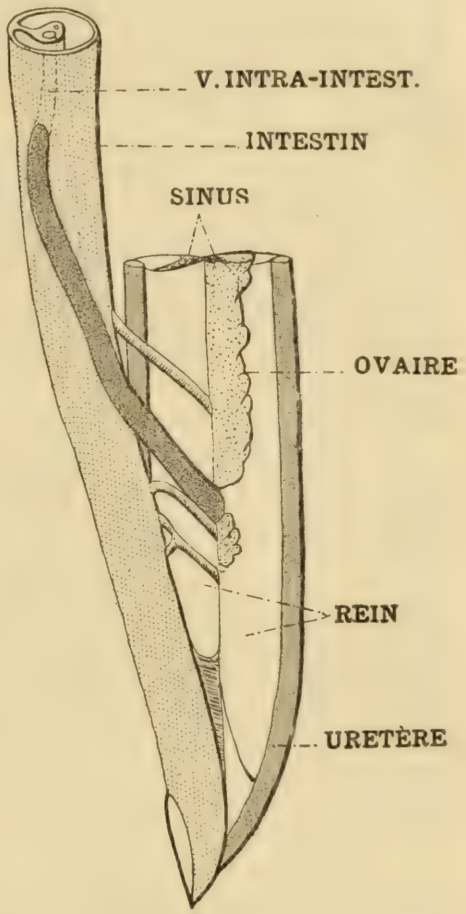


Fig. 1. — *Petromyzon marinus.* Partie terminale de l'intestin, avec les brides artérielles et veineuses qui la réunissent à la paroi abdominale. (La bride veineuse qui se réunit à la veine intra-intestinale est couverte d'un *grisé* foncé.)

Chez les sujets que j'ai étudiés, ces brides vasculaires, constituant la seule liaison entre l'intestin et les parois de la cavité abdominale, étaient au nombre de quatre. La seconde seule était veineuse, les autres étaient artérielles. La dernière se trouvait à $0^{m},045$ de l'anus (chez

un sujet de $0^{m},80$). et la première se trouvait environ à $0^{m},03$ plus haut. C'est là, du reste, la disposition décrite par Magendie et Desmoulins.

La réduction du tube digestif est contre-balancée physiologiquement par la disposition de sa muqueuse, qui est repliée longitudinalement en hautes saillies, plus développées dans sa partie antérieure, et dont l'ensemble obstrue la lumière du canal de telle sorte qu'une surface considérable soit offerte au contact des aliments et, par suite, à l'absorption.

On observe, de plus, une ébauche de valvule spirale, formation que l'on retrouve à son maximum de développement chez les Élasmobranches, et qui existe également chez les Dipneustes. Cette ébauche de valvule manque chez la Myxine (Joh. Müller); elle fut décrite pour la première fois par Rathke [**3**].

D'après Edinger, cette valvule est morphologiquement équivalente à l'un des nombreux replis dont est pourvue la muqueuse intestinale. Il importe cependant de remarquer que la valvule est elle-même couverte de replis, et que sa structure, ainsi que je le montrerai plus loin, n'est pas semblable à celle de l'un de ces replis. C'est en réalité une prolifération de la sous-muqueuse, avec différenciation particulière de ses éléments. Le maximum de développement de la valvule est réalisé près de l'extrémité antérieure de l'intestin, mais non pas à cette extrémité même; elle décroît progressivement jusqu'à l'anus.

La valvule, comme du reste les parois de l'intestin ellesmêmes, est traversée par une foule de vaisseaux ou de lacunes (1) qui, sur une coupe transversale ou longitudinale, reproduisent l'aspect d'une sorte de tissu caverneux (*kavernöse Schleimhaut* de Langerhans). Ce tissu, qui constitue une sous-muqueuse ou *mucosa mucosæ*, est particuliè-

(1) Cette expression de *lacunes* n'a pas ici le sens que lui donnaient les anciens anatomistes. Elle désigne des vaisseaux irréguliers, mais tapissés d'endothélium.

rement bien développé dans la valvule, mais les vaisseaux s'y différencient d'une manière particulière (Pl., fig. I et II).

On voit, en effet, sur une coupe transversale de cette valvule, une artère à parois épaisses, et une large veine, que l'on ne retrouve pas ailleurs que dans la valvule. Cette veine avait été vue par Magendie et Desmoulins, qui avaient aussi reconnu sa formation aux dépens de la seconde des brides vasculaires qui, au niveau du rectum, réunissent l'intestin à la paroi abdominale. Langerhans remarqua la nature artérielle de l'un des vaisseaux intra-valvulaires, mais sur une coupe de l'intestin moyen d'Ammocète, où l'on trouve déjà l'ébauche des dispositions adultes, il indique la veine de la valvule, qui est cependant fort nette et beaucoup plus large que les autres vaisseaux de la *kavernöse Schleimhaut*, comme étant une branche de l'artère mésentérique. C'est ainsi qu'il désigne l'artère intra-valvulaire. Dans la partie de la coupe diamétralement opposée au repli, il figure un tronc veineux qu'il désigne comme étant la veine porte.

La description de Langerhans se rapporte à *Petromyzon Planeri*. Il décrit l'artère mésentérique comme émettant des rameaux dont les capillaires, dirigés vers la partie dorsale de l'intestin, s'y réunissent en un tronc porte courant dorsalement. Cette disposition est fort différente de celle que j'ai observée chez *Petromyzon marinus*.

En pratiquant une injection par la bride veineuse que Magendie et Desmoulins indiquent comme donnant naissance à la veine intra-intestinale (1), j'ai réussi à remplir la totalité du système veineux intestinal, mais je n'ai vu ni par la dissection, ni par des coupes, le tronc porte dorsal dont parle Langerhans. La veine intra-intestinale, en se ramifiant dans le foie, qu'elle rejoint dans la région même où le tube digestif s'accole à cette glande, sans devenir

(1) Je donne le nom de vaisseaux *intra-intestinaux* à la veine et à l'artère de la valvule. Cette expression, comme je l'ai dit plus haut, a été créée par Parker [5] pour les Sélaciens.

libre dans aucune partie de son trajet, constitue ici, à elle seule, une veine porte, disposée d'après un plan en quelque sorte schématique.

En outre du contenu des fins vaisseaux et des lacunes du tissu caverneux de la valvule, cette veine intra-intestinale reçoit, de distance en distance, des branches veineuses recueillant le sang des parois de l'intestin. Ces branches naissent généralement deux par deux, d'une manière symétrique par rapport au raphé qui indique extérieurement la trace d'insertion de la valvule ; de telle sorte que l'on voit, de place en place, naître à un même niveau de ce raphé deux branches se dirigeant symétriquement l'une à droite, l'autre à gauche, et recueillant le sang de nombreux capillaires.

Quant au mode d'origine de cette veine, et aux rapports qu'elle contracte avec le système circulatoire général, ils ne semblent pas jusqu'ici avoir été entièrement élucidés. Sans doute, son rôle dans la circulation porte-hépatique peut être considéré comme établi depuis longtemps. Rathke [**2**], sans du reste entrer dans aucun détail à propos de cette veine, considère le système porte de la Lamproie comme faisant partie du cinquième des types qu'il distingue, à ce point de vue, chez les Poissons. Il devait donc avoir compris le rôle de ce vaisseau.

D'après les apparences, on serait porté à croire, en voyant celui-ci saillir dans la partie postérieure de la cavité abdominale pour se rendre à l'intestin, qu'il est issu de l'une des veines cardinales. Il n'en est rien; cette veine naît du sinus qui se trouve à la partie ventrale des reins et reçoit aussi le sang de la glande génitale. Ce fait est important à retenir, car il montre que chez la Lamproie, comme chez un grand nombre de Poissons et de Reptiles, une partie du sang qui a servi à la nutrition des organes génitaux, au lieu d'être immédiatement rendue à la circulation générale, en est détournée et dirigée sur le foie après avoir été mêlée au sang intestinal.

Dans la partie de l'intestin postérieure au point où cette anastomose veineuse la relie à la paroi dorsale du corps, on voit se prolonger l'artère et la veine intra-intestinale ; mais au lieu d'occuper ici le bord libre de la valvule, ces vaisseaux se trouvent au contraire le long de la ligne d'union de cette valvule et de la paroi intestinale, tout à fait à la périphérie de cette paroi. Ce fait paraît indiquer que la veine intra-intestinale ne naît pas, à proprement parler, aux dépens de la bride veineuse émanée du sinus réno-génital, mais qu'elle se borne à recevoir celle-ci à titre d'affluent, affluent d'ailleurs fort considérable.

Les particularités que je viens de décrire dans la vascularisation intestinale de la Lamproie, se retrouvent fondamentalement, mais avec une complication beaucoup plus grande, chez les Sélaciens, qui présentent une disposition manifestement dérivée de celle des Cyclostomes, et n'en diffèrent que par un perfectionnement beaucoup plus grand du plan que je viens de tracer chez ceux-ci.

D'après Vogt et Yung, les nombreuses lacunes que l'on remarque, en outre des véritables vaisseaux, dans presque tous les organes de la Lamproie (celles de la sous-muqueuse digestive sont dans ce cas) doivent être lymphatiques (1). Je ne puis les considérer comme telles. Celles qui nous occupent communiquent largement avec la veine intra-intestinale, soit directement, pour celles de la valvule, soit, pour celles des parois intestinales, par l'intermédiaire des branches veineuses circulaires dont j'ai parlé plus haut. Ces lacunes communiquent du reste les unes avec les autres. Elles sont incontestablement veineuses, et font partie d'un système veineux absorbant, particulier, que nous retrouvons chez tous les Élasmobranches, et dont les affinités paraissent se retrouver dans le système du typhlosolis que l'on rencontre chez les Lumbriciens.

Système sus-hépatique. — Le foie est simple, unilobu-

(1) D'après ces auteurs, la communication de ces lacunes avec le système veineux est indubitable, mais demande de nouvelles recherches.

laire. Les veines qui reprennent le sang amené au foie par le système porte, débouchent directement dans le sinus de Cuvier après s'être réunies en troncs principaux. Voici la disposition que ce système sus-hépatique affectait dans un exemplaire de *Petromyzon marinus* : le foie était rejeté dans la région droite de la cavité abdominale; la partie adjacente du tube digestif en occupait la région gauche et se trouvait partiellement entourée par la partie antérieure du foie. A $0^m,04$ en arrière du diaphragme (sujet de $0^m,80$) la section du foie offrait : 1° dans sa partie centrale, adjacente au tube digestif, la veine porte; 2° à sa périphérie, six veines sus-hépatiques principales, dont les quatre inférieures convergeaient et se réunissaient en un petit sinus commun, situé à la partie droite et inférieure du foie, et apparent à l'extérieur par suite de l'amincissement du tissu hépatique à ce niveau. Ce petit sinus déversait son contenu dans la partie droite du sinus de Cuvier, par l'intermédiaire d'un canal rétréci traversant la cavité péricardique sur une longueur de $0^m,004$. D'autre part, les deux veines sus-hépatiques restantes se réunissaient, du côté opposé, en un petit tronc commun qui m'a paru lui-même déboucher directement dans le sinus de Cuvier, par un orifice symétrique du précédent, et situé à $0^m,012$ de celui-ci. Le premier de ces orifices, celui qui débouche dans la partie droite du sinus de Cuvier, est garni de replis valvulaires permettant au sang sus-hépatique de passer dans ce sinus, et empêchant son retour en sens inverse. Quant au second orifice, je n'en ai trouvé mention dans aucun des travaux relatifs à la Lamproie que j'ai consultés; j'attendrai, pour me prononcer définitivement à son sujet, que d'autres matériaux d'étude m'aient permis de le rechercher à nouveau.

Il n'y a donc ici rien de commun avec le vaste sinus veineux sus-hépatique qui existe chez la plupart des Sélaciens, mais au contraire une disposition assez semblable à celle que j'aurai l'occasion de décrire chez certains Spinacidés.

II. — HISTOLOGIE

L'intestin est fondamentalement formé : 1° de l'épithélium péritonéal externe; 2° d'une couche mince de fibres musculaires longitudinales ; 3° d'une couche plus épaisse de fibres annulaires, spiroïdes, en dedans de laquelle se trouve : 4° un tissu caverneux ou sous-muqueux, limité lui-même à l'intérieur par la muqueuse proprement dite, tapissée d'un haut épithélium à cellules cylindriques, terminées (au moins dans certaines régions) par des cils vibratiles, et supportées par une basale (fig. 2). Entre ces cellules, dans la partie antérieure de l'intestin, Langerhans a décrit, chez *Petromyson fluviatilis*, des cellules granuleuses (*Körnerzellen*) semblables aux *Becherzellen* décrites par divers auteurs; il a encore signalé, entre la musculaire et la muqueuse, un plexus rappelant celui de Meissner.

Les replis longitudinaux, qui parcourent d'un bout à l'autre l'intestin, offrent sur une coupe transversale la disposition d'une villosité embryonnaire des Vertébrés supérieurs. Au niveau d'un de ces replis, on voit la muqueuse *seule* s'évaginer en doigt de gant, de telle sorte que la paroi d'une villosité présente extérieurement un épithélium identique à celui du reste de l'intestin, doublé par une basale et par une mince couche de fibres conjonctives qui sont le prolongement de celles de la sous-muqueuse. L'intérieur de ces replis se présente comme un sac bourré de leucocytes; une injection, pratiquée par la veine intraintestinale, pénètre rapidement dans les lacunes de la sous-muqueuse, et de là dans l'intérieur des replis qui communiquent largement avec ces lacunes. Une coupe faite au hasard permet le plus souvent de se rendre un compte direct de cette communication. On peut ainsi obtenir, sur une coupe traitée par la liqueur de Van Gieson, après injection à la gélatine colorée par le bleu de Prusse, une figure sur laquelle on voit extérieurement l'épithélium vibra-

tile, coloré en jaune ou en rose (1), puis les fibres conjonctives rouges qui lui sont sous-jacentes, et, dans la cavité du repli, de nombreux leucocytes colorés en jaune, entre lesquels la gélatine issue des lacunes de la sous-muqueuse forme des travées bleuâtres. En examinant une semblable coupe, on se rend compte de la facilité avec laquelle le contenu des replis, ou lames, de la muqueuse, peut être déversé dans les lacunes, et de là dans le système de la veine intra-intestinale, c'est-à-dire dans le système porte.

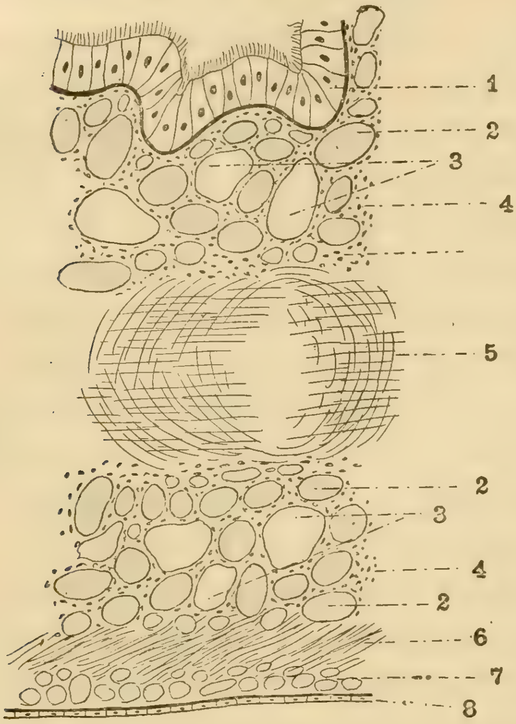


Fig. 2. — *Petromyzon marinus*. Coupe schématique dans la paroi de l'intestin. — 1, épithélium intestinal; 2-2, faisceaux musculaires de la sous-muqueuse; 3-3, lacunes de la sous-muqueuse; 4-4, tissu conjonctif de la sous-muqueuse; 5, artériole de la sous-muqueuse; 6, tunique musculaire transversale; 7, tunique musculaire longitudinale; 8, épithélium péritonéal.

D'assez nombreuses artérioles parcourent les parois de l'intestin, et sont réparties tant dans les couches musculaires que dans le tissu caverneux. Sur la figure 2 on peut voir une grosse artériole s'enfoncer obliquement dans ce tissu. Ces artérioles sont pourvues des deux couches musculaires : longitudinale et transversale, que l'on trouve dans les artères organiques, intra viscérales, des Vertébrés supérieurs. Elles sont tapissées intérieurement d'un endothélium à hautes cellules, et extérieurement d'une *limitante externe*, généralement peu développée.

La valvule spirale, qui n'est chez la Lamproie qu'un simple

(1) D'après le temps pendant lequel on a laissé agir la liqueur.

repli valvulaire, a, d'après Edinger, la même valeur morphologique que les replis ordinaires de l'intestin. Or nous venons de voir que ceux-ci sont de simples évaginations de la muqueuse proprement dite, et ne renferment pas de tissu caverneux. Si nous considérons une coupe transversale de l'intestin passant par la valvule, nous voyons que ce tissu caverneux est, au contraire, largement intéressé à sa constitution. Il ne peut du reste en être autrement, car les travées qui séparent les lacunes de ce tissu servent ici de soutien à la veine et à l'artère qui parcourent d'un bout à l'autre le repli valvulaire. La surface de ce repli porte elle-même des lames, d'une structure identique à celles qui naissent sur les parois de l'intestin, et dont la cavité intérieure communique avec les lacunes de la sous-muqueuse. Il arrive très fréquemment, surtout dans les régions moyenne et terminale du tube digestif, que les replis qui courent ainsi sur la valvule se bifurquent ou même se trifurquent (Pl., fig. II). Dans ce cas, la cavité de chaque repli secondaire communique largement avec celle du repli principal, et leur contenu se déverse par la base, c'est-à-dire par la partie non ramifiée de ce repli, dans le système cavitaire sous-jacent.

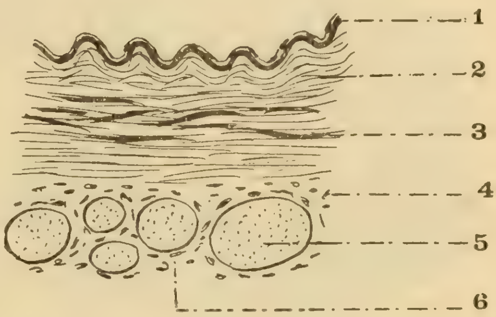


Fig. 3. — *Petromyzon marinus*. Coupe dans les parois de l'artère intra-intestinale. — 1, endothélium à cellules aplaties, avec sa basale sous laquelle se trouve la limitante interne; 2, tunique musculaire (sous l'endothélium elle est plissée); 3, grosses fibres élastiques; 4, limitante externe ou gaine conjonctive; 5, faisceaux musculaires du tissu ambiant; 6, tissu conjonctif.

Ce qui caractérise surtout la valvule, ce sont les vaisseaux qui s'y trouvent, c'est-à-dire l'artère et la veine intra-intestinales.

L'artère offre une structure intéressante (fig. 3). Intérieurement elle est tapissée d'un endothélium ordinaire, formé de cellules plus aplaties que celles dont est constitué l'endothélium des artérioles qui courent dans les parois de l'intestin. Cet endothé-

lium est doublé d'une limitante interne, ou lame élastique, très nette, présentant sur mes coupes l'aspect d'une membrane plissée, à la surface de laquelle les noyaux de l'endothélium, après coloration au carmin aluné, forment une couche granuleuse. Au-dessous de cette limitante interne vient une couche unique, épaisse, de fibres musculaires circulaires, dans laquelle on remarque de grosses fibres élastiques qu'un traitement à la liqueur de Van Gieson suffit à mettre en évidence. Du côté extérieur, les fibres musculaires atteignent une couche celluleuse évoquant l'idée de la gaine conjonctive périvasculaire, ou limitante externe, des Vertébrés supérieurs. Dans certaines régions, cette limitante externe est interrompue, et l'on voit alors la tunique musculaire de l'artère directement plongée dans les faisceaux de fibres musculaires, séparés eux-mêmes les uns des autres par du tissu conjonctif, qui forment les travées du tissu caverneux. Cette gaine ne m'a paru nulle part très développée ; néanmoins son existence, surtout sur certaines coupes, était très nette, et elle envoyait des prolongements de fibres conjonctives dans les espaces interfasciculaires du tissu ambiant.

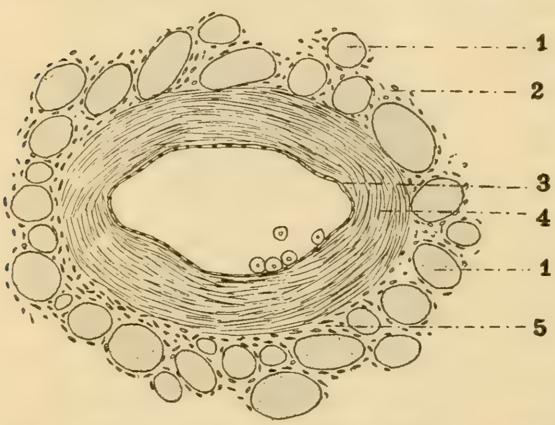


Fig. 4. — *Petromyzon marinus*. Coupe d'une artériole de la valvule. — 1, faisceau musculaire du tissu ambiant; 2, tissu conjonctif; 3, endothélium; 4, tunique musculaire; 5, gaine conjonctive, ou limitante externe.

L'artère intra-intestinale et les artérioles des parois de l'intestin offrent ainsi des structures notablement différentes. Les artérioles qui serpentent dans le tissu de la valvule, et qui sont des branches de l'intra-intestinale, ont la même structure que cette dernière, mais je n'y ai pas vu les grosses fibres élastiques que l'on trouve disséminées dans la tunique musculaire de celle-ci.

Quant à la veine intra-intestinale, Leydig ne lui a pas trouvé de parois musculaires. Il ne m'a pas paru non plus y en avoir. Cette veine est perdue dans la masse des faisceaux musculaires, mélangés à du tissu conjonctif, qui constitue la trame de la sous-muqueuse, mais ce tissu conjonctif est plus condensé à son niveau, comme par suite d'un refoulement. Ses fibres s'agencent, s'orientent, de manière à entourer la veine d'une couche assez régulière qui double son endothélium. Cette structure est du reste identique à celle que présente l'une des lacunes de la sous-muqueuse, mais l'orientation, l'alignement, du tissu conjonctif, sont moins nets autour de ces lacunes, quoique s'y trouvant encore réalisés.

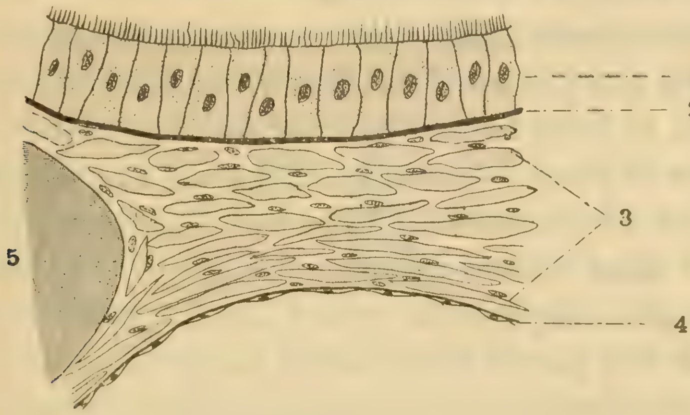


Fig. 5. — *Petromyzon marinus*. Schéma montrant l'orientation du tissu conjonctif autour des lacunes de la sous-muqueuse, et autour des veines. — 1, endothélium intestinal vibratile ; 2, sa basale ; 3, faisceaux conjonctifs ; 4, endothélium veineux ; 5, faisceau musculaire du tissu ambiant.

Celles-ci ne présentent pas non plus une section aussi régulièrement circulaire. Cette identité de structure est un argument de plus en faveur de la manière de voir d'après laquelle la valvule équivaut à une prolifération de la sous-muqueuse, prolifération respectant les autres éléments constitutifs du tube intestinal, et dans laquelle s'agencent des vaisseaux dont l'un : l'artère, revêt des caractères spéciaux, et dont l'autre : la veine, conserve la manière d'être d'une lacune, beaucoup plus régulière et beaucoup mieux endiguée que les autres.

Les travées qui séparent les unes des autres les lacunes

sanguines, tant dans les parois de l'intestin que dans la valvule, sont formées de faisceaux de fibres musculaires noyées dans du tissu conjonctif. A la périphérie de ces travées, c'est-à-dire autour des lacunes, des fibres conjonctives propres, et les prolongements des fibres interfasciculaires, s'orientent circulairement comme je viens de le dire.

Dans la partie tout à fait terminale de l'intestin, en arrière de la jonction de la bride veineuse par laquelle on peut injecter le système intra-intestinal, les coupes mettent en évidence d'intéressantes particularités.

Le repli valvulaire s'y montre dépourvu de vaisseaux distincts, et sa structure reste celle de la sous-muqueuse, mais avec quelques modifications.

Un prolongement des vaisseaux intra-intestinaux s'observe, ainsi que j'ai eu l'occasion de le dire en traitant de l'anatomie, le long de la ligne suivant laquelle la valvule s'insère sur la paroi intestinale, tout à fait à la périphérie de celle-ci. Ces vaisseaux étaient, sur mes coupes, disposés ainsi qu'il suit : deux veines, presque contiguës, dont l'une était beaucoup plus importante que l'autre, cheminaient dans l'épaisseur des parois intestinales, au niveau de l'insertion de la valvule. Entre ces veines se trouvait une artériole dont la structure était identique à celle des autres artérioles que l'on trouve dans les parois de l'intestin, structure que j'ai décrite plus haut, et qui diffère de celle de l'artère ou des artérioles valvulaires. Les veines présentaient la même structure que les autres vaisseaux intestinaux du même ordre, et étaient entourées de faisceaux conjonctifs orientés comme autour de ces derniers.

Dans cette région, une sorte de colonne formée de faisceaux conjonctifs et musculaires (les îlots de tissu conjonctif paraissant noyés dans le tissu musculaire) remonte dans la valvule, en suivant son axe, et en y remplissant manifestement un rôle de soutien. De part et d'autre de cet axe, et empiétant parfois sur lui, se trouvent des lacunes communiquant largement avec la cavité des replis qui courent le

long de la valvule, et qui ont ici une hauteur assez faible, tandis que dans la région antérieure du tube digestif, ils atteignent une hauteur beaucoup plus considérable.

Une coupe pratiquée dans la région où la bride veineuse s'accole à l'intestin affecte un tout autre aspect. L'artère, qui occupe toujours la même situation extravalvulaire, s'y présente avec un développement assez considérable; sa structure paraît être dès lors celle qu'elle présente sur tout son trajet intravalvulaire et que j'ai décrite plus haut. Elle est entourée d'une gaine conjonctive externe, dont certaines parties paraissent creusées de cavités dans lesquelles une injection à la gélatine pratiquée par la bride veineuse peut même pénétrer comme dans les lacunes de la sous-muqueuse. La présence de globules sanguins disséminés au milieu de la masse à injection paraît écarter, à propos de cette disposition, l'idée d'un accident de préparation.

L'une des deux veines qui s'observent en arrière de la région que je décris en ce moment, prend ici un développement considérable, et en même temps change de position. Elle se présente sur les coupes, comme un vaisseau à section elliptique, occupant la base de la valvule, et logé au milieu de la colonne de soutien que j'ai mentionnée plus haut; les faisceaux conjonctifs s'agencent autour d'elle d'après le mode ordinaire, et ainsi se trouve constituée la partie initiale de la veine intra-intestinale, qui, dès lors, s'enfonce de plus en plus dans la valvule, pour finir par en occuper la partie tout à fait marginale, en y déterminant un renflement assez considérable (Pl., fig. I et II).

Sur ces mêmes coupes, la bride veineuse occupe encore la région périphérique des parois de l'intestin, elle est logée dans la sous-muqueuse, mais n'est pas encore devenue intravalvulaire, tandis que la veine précédente est, au contraire, déjà logée dans la valvule. Cette bride veineuse n'est donc bien qu'un affluent de la veine intra-intestinale.

Les veines et les lacunes que je viens de décrire sont pourvues d'un endothélium sur lequel j'ai retrouvé des

caractères que j'avais primitivement rencontrés chez une Raie, et dont je suis porté à admettre la généralité chez les Sélaciens, les ayant aussi rencontrés chez divers Squales.

Cet endothélium, formé de cellules à contours irréguliers, mais dont l'aspect n'est pas néanmoins celui des cellules dites « en jeu de patience », qui caractérisent l'endothélium lymphatique des Vertébrés supérieurs, présente, de place en place, des figures qui rappellent d'une manière frappante les stomates ou stigmates décrits notamment par Julius Arnold dans les capillaires, ou encore les trous de l'épiploon du Lapin adulte ou du péricarde du Rat.

Chez la Lamproie, c'est par injection interstitielle du liquide de Renaut (Voy. Technique) dans les parois de l'intestin et dans le repli valvulaire, que j'ai obtenu les préparations sur lesquelles j'ai vu ces figures. La rareté des matériaux d'étude ne m'a pas permis de reprendre et de vérifier ces faits chez les Cyclostomes; mais, chez les Sélaciens, qui m'ont présenté des figures identiques, j'ai employé concurremment : le liquide de Renaut, la solution de nitrate d'argent à divers titres, et l'injection à la gélatine nitratée. La pratique des imprégnations est reconnue fort aléatoire; aussi les miennes n'ont-elles pas toujours réussi; mais, dans tous les cas où la réduction argentique a paru le mieux s'effectuer, j'ai retrouvé, plus ou moins nettement, les dispositions dont je parle.

Tantôt ces figures reproduisent exactement des trous, tels que Renaut, par exemple, les figure à la page 251 du tome I de son *Traité d'histologie* [2]. Tantôt elles reproduisent l'aspect de trous obstrués par le passage de cellules migratrices qui auraient été fixées pendant leur diapédèse.

La question des stomates dans les vaisseaux a donné lieu à de nombreuses controverses, au sujet desquelles on peut avantageusement consulter le *Traité* de Renaut. Dans bien des cas, des impuretés fixées aux parois vasculaires, et ayant provoqué une réduction des sels d'argent, identique à celle que produit le ciment intercellulaire, parais-

sent avoir été décrites comme équivalant à des stomates. Cependant, « les petits cercles signalés par Thoma sur la paroi des lymphatiques et considérés par lui comme les portes d'entrée des globules blancs dans les voies de la lymphe » sont regardés par Renaut (p. 799) comme de vrais stomates temporaires. Le même auteur voit dans les stigmates de J. Arnold [1] le résultat d'imprégnations argentiques faites sans nettoyage préalable ; néanmoins, il admet qu'après une diapédèse abondante le nombre des trous qu'on peut observer dans les parois des capillaires est souvent assez considérable.

Encore une fois, le caractère aléatoire, et même parfois fallacieux, de la pratique des imprégnations, oblige à certaines réserves. Quoi qu'il en soit, dans toutes les observations relatives aux stomates des vaisseaux, je ne vois rien qui doive faire rejeter *a priori* l'idée que l'endothélium de la veine intra-intestinale et des lacunes de la sous-muqueuse soit pourvu lui-même de ces stomates que mes imprégnations paraissent y montrer. Ces stomates sont-ils permanents ou temporaires? C'est là une question que je ne puis trancher. Dans tous les cas, on comprend facilement le rôle important qu'ils pourraient être appelés à jouer dans les phénomènes intimes de la nutrition, en facilitant le passage dans les veines intestinales des matériaux élaborés par les sucs digestifs. Que la résorption s'accomplisse phagocytairement ou autrement, de semblables stomates ne sauraient que lui être favorables (1).

(1) Chez les Vertébrés supérieurs, les chylifères semblent être à peu près la seule voie d'absorption pour les graisses, tandis que l'eau, les sels solubles, les peptones, le glycose, passent plutôt dans les capillaires sanguins intestinaux. On voit qu'ici le système veineux intestinal paraît être organisé de manière à permettre aussi une résorption facile des globules de graisse.

Cette résorption des graisses est encore à l'heure actuelle l'une des questions obscures de la physiologie. La plupart des physiologistes admettent qu'elle se fait à l'état d'émulsion, mais ils ne sont pas d'accord sur son mécanisme. La présence des stomates éclairerait singulièrement cette question, en ce qui concerne les Cyclostomes et les Sélaciens.

CONCLUSIONS RELATIVES AUX CYCLOSTOMES.

Tous les vaisseaux que l'on remarque dans l'intestin de la Lamproie sont artériels ou veineux. Aucune ébauche d'appareil chylifère proprement dit n'apparaît ici. Les villosités, restées à un stade embryonnaire, sont réduites à l'état de lames creuses résultant de phénomènes d'évagination simple. Ce premier processus n'a pas été suivi ici de la haute différenciation histologique qui, chez les Vertébrés supérieurs, amène la formation dans les villosités d'un appareil absorbant compliqué, relevant de deux systèmes : sanguin et lymphatique (ou chylifère), distincts l'un de l'autre, et assurant une division du travail physiologique en rapport avec une différenciation morphologique qui n'apparaît pas encore chez les Cyclostomes.

On ne peut mieux faire que répéter, avec Magendie et Desmoulins, que l'isolement de l'intestin chez la Lamproie est une expérience faite par la nature pour démontrer la possibilité de l'absorption par les veines. Nous venons de voir le *comment* de ce fait.

Cette sorte de tissu caverneux formé par la sous-muqueuse, et que l'on voit apparaître chez les Cyclostomes, est un perfectionnement organique réalisé à l'aide de matériaux fort simples, dont l'effet est d'assurer largement la vascularisation veineuse, et par suite l'absorption. Cette disposition crée pour les Cyclostomes des conditions équivalentes à celles qui sont assurées, chez d'autres Vertébrés, par les réseaux chylifères abondants qui constituent chez eux un appareil de perfectionnement, en rapport avec le développement du système lymphatique.

SÉLACIENS

I. — ANATOMIE

A. — Description générale du tube digestif.

Les deux sous-ordres des Sélaciens : les Squales et les Raies, présentent une ressemblance absolue dans la constitution de leur tube digestif. La vascularisation intestinale y est également identique, au moins fondamentalement. Je rappellerai brièvement l'anatomie de ce tube digestif. Un *œsophage*, généralement très large, fait suite à la bouche. Il se continue avec l'estomac, parfois sans transition (c'est le cas le plus général), parfois, au contraire, comme chez le *Galeus canis*, après avoir formé un canal cylindrique relativement étroit, qui se dilate brusquement pour former l'*estomac*.

Celui-ci a, chez les Squales, la forme d'un sac allongé. Chez les Raies, par suite de la disposition générale du corps, la cavité abdominale est arrondie, et les viscères qui s'y trouvent, notamment l'estomac, tendent à perdre leur aspect fusiforme pour devenir globuleux. Exceptionnellement, ce viscère subit une différenciation de ses diverses parties (*Læmargus borealis, Selache maxima*...).

Sur l'estomac, se coude à angle aigu un *tube pylorique* rattaché par certains auteurs à l'estomac, par d'autres à l'intestin ; en réalité, il correspond par sa structure et ses sécrétions à la région qui, chez les Téléostéens, porte les appendices pyloriques quand ils existent. Ce tube, plus ou moins long, remonte en avant, le long de l'estomac, puis il débouche au commencement de l'*intestin valvulaire* qui suit une direction parallèle à celle de l'estomac (mais en sens inverse), possède une longueur à peu près équivalente à celle de ce dernier viscère, est plus ou moins fusiforme, et aboutit au cloaque après s'être rétréci pour former le *rectum*.

La disposition du tube digestif et de ses annexes présente ici une grande constance, par opposition à ce qui se passe chez les Téléostéens, où l'on observe la plus grande diversité.

La masse principale de la rate se trouve en arrière de l'estomac, dans la région où s'en détache le tube pylorique. Elle se présente le plus souvent sous forme d'un V dont l'une des branches, très courte, remonte le long de l'estomac, du côté opposé au tube pylorique, tandis que du côté de celui-ci la branche du V est le plus souvent fort longue, et occupe la région comprise entre ce tube et l'intestin valvulaire ; souvent très étroite dans sa partie moyenne, cette dernière branche se renfle fréquemment à son extrémité. Cette extrémité renflée peut du reste se séparer de la masse principale, par suite de la disparition de l'isthme étroit qui reliait ces deux parties ; on a alors une véritable rate accessoire, fort différente des rates multilobulées que l'on décrit sous le nom impropre de rates accessoires chez divers Sélaciens (*Carcharias glaucus*...) (1).

Chez les Raies, la rate est le plus souvent globuleuse, plus ramassée par conséquent que chez les Squales, et occupe la région comprise entre l'estomac et le tube pylorique, du côté ventral.

(1) Il est d'observation courante que la rate des Sélaciens puisse se présenter sous les aspects les plus divers. Tantôt homogène et compacte comme chez *Scyllium* ou *Galeus canis*, tantôt elle se résout en une multitude de petits lobules, comme chez *Carcharias glaucus*. Entre ces types extrêmes, il existe des formes de passage; on en trouve notamment chez les Lamnidés et chez diverses Raies. La plupart des auteurs, par exemple Duméril, emploient, pour tous les cas où la rate se trouve ainsi plus ou moins divisée, l'expression de rates *accessoires*, l'appliquant aussi bien dans le cas du *Carcharias* que dans celui du *Lamna*. Il serait peut-être préférable, pour faciliter les descriptions et éviter toute confusion, de réserver le nom de rates *multilobulées* à celles qui comprennent un grand nombre de lobes ou de lobules, isolés comme chez le *Carcharias*, ou confluents, comme chez les Lamnidés, où le volume représenté par les rates dites accessoires peut être plus considérable que celui de la rate principale. Au contraire, l'expression de rates accessoires pourrait être réservée aux cas analogues à celui du Centrophore (fig. 13) et de plusieurs autres Spinacidés, où il y a bien nettement, à côté d'une rate *principale*, une ou plusieurs rates *accessoires*. Les rates *de nouvelle formation*, décrites par Phisalix, ne pourraient être confondues avec celles-ci.

La rate, ainsi que le fait remarquer Phisalix, est insérée dans un circuit artériel fermé. Dans le cas des rates multilobulées, chaque lobule isolé possède une vascularisation spéciale et paraît fonctionner indépendamment des autres.

Le pancréas est ici du type compact, et ceci est encore à opposer à ce qui se passe chez les Téléostéens, où il revêt une forme plus ou moins diffuse, enveloppant les vaisseaux sanguins d'une sorte de gaine décrite par Leydig comme lymphatique, et dont la véritable nature a été reconnue par Legouis. Chez l'Esturgeon, le pancréas est également compact, tandis que chez la Lamproie il paraît se réduire à un amas glandulaire situé dans l'épaisseur des parois intestinales. Les Poissons cartilagineux présentent ainsi, à la fois, la forme la plus élémentaire et la forme la plus hautement différenciée du pancréas.

La place de ce viscère est constante chez les Sélaciens. Il se trouve dans l'angle formé par l'extrémité du tube pylorique et le commencement de l'intestin valvulaire ; sa forme est généralement simple, mais elle peut devenir plus ou moins compliquée, par suite d'une sorte de moulage de cette glande sur les régions avoisinantes.

En rapport avec la partie terminale de l'intestin, c'est-à-dire avec le rectum, se trouve une formation spéciale : l'appendice digitiforme, encore nommé glande rectale, cloacale, ou superanale, dont le rôle est loin d'être établi, malgré de très nombreuses descriptions, et qui rentre probablement dans la catégorie des glandes vasculaires sanguines (1). Cette glande, généralement de couleur brunâtre sur des sujets frais, est allongée en forme de doigt, d'où son nom ; elle est reliée au rectum par un pédoncule souvent long et étroit, parfois au contraire assez court. Elle occupe la place située entre la partie dorsale du rectum et la partie ven-

(1) Home [**3**] a cru voir une analogie entre cet appendice digitiforme et la *Bursa Fabricii* des Oiseaux, d'où le nom de *Bursa cloacæ* qui lui fut donné par Retzius [**1**].

trale des reins, auxquels elle se trouve reliée par un court mésentère dans lequel se trouvent des artérioles qui se ramifient dans le tissu de la glande. Le sang veineux de celle-ci est repris par la veine intestinale dorsale, dont je parlerai plus loin, et versé dans le système porte.

L'intestin valvulaire, dont la vascularisation est si intéressante, doit être décrit en détail. Sa première description est due à Cl. Perrault [1]. Les recherches d'un très grand nombre d'anatomistes ont fait connaître la grande diversité qu'il peut présenter quant à sa partie principale : la valvule spirale. Celle-ci se présente sous les formes les plus diverses, mais peut se ramener à deux types fondamentaux bien distincts : celui de la valvule *en volute* et celui de la valvule *en spirale*. Le premier type est celui-là même qui a été trouvé par Cl. Perrault [2] chez un Requin (*Carcharias glaucus*) dont il compare la valvule à un « cornet de petit métier ». On retrouve cette disposition chez *Galeocerdo Thalassorhinus*, *Zygœna*; elle résulte de l'enroulement en cornet, suivant un axe qui est à peu près celui de l'intestin, d'un très large repli de la muqueuse, repli intéressant aussi la sous-muqueuse. Le second type a encore été découvert par Cl. Perrault [1] chez *Alopias vulpes* (1) ; on le retrouve, mais avec de nombreuses variantes, chez presque tous les Sélaciens.

C'est surtout à T. J. Parker que l'on doit des recherches précises et comparatives sur la valvule [4] ; il n'en a étudié que la morphologie externe. D'après ses travaux, cinq types de valvules se rencontrent chez les Sélaciens : la valvule en

(1) « La partie supérieure du grand intestin estoit longue environ de treize pouces, et elle avoit cela de particulier qu'au lieu que les intestins ont ordinairement plusieurs circonvolutions, celuy-ci estoit entrecoupé transversalement de plusieurs séparations composées des membranes de l'intestin repliées en dedans. Ces séparations estoient à demi-pouce près l'une de l'autre, et tournées en vis comme la coquille d'un limaçon, ou d'un escalier sans noyau ; ce qui fait, ainsi qu'est aisé de juger, que la nourriture s'arreste, et est fort longtemps à passer, quoy-que l'intestin entier soit assez court. Cette structure de l'intestin se trouve aussi dans d'autres Poissons. »

volute d'une part, et d'autre part quatre types secondaires qui comprennent les diverses formes de la valvule *en spirale*. Il fait dériver les deux types fondamentaux (volute et spirale) du *typhlosolis*, formation que l'on rencontre chez les Lumbriciens, et dont la ressemblance avec la valvule lui aurait encore semblé plus frappante s'il avait étudié la structure intime de ces deux formations. Le vaisseau du typhlosolis rappelle en effet très nettement les vaisseaux intra-intestinaux que nous avons appris à connaître chez la Lamproie, et que nous retrouverons chez tous les Sélaciens. Je ne puis entrer ici, sans m'écarter de mon sujet, dans la discussion des rôles que l'on a voulu assigner à la valvule : mésentère interne (Duvernoy), incompatibilité avec les cæcums pyloriques, diminution du poids des organes abdominaux par suite du raccourcissement de l'intestin dû à cette valvule...

La partie initiale de l'intestin valvulaire, c'est-à-dire le duodénum, porte chez *Læmargus borealis* deux grands cæcums assimilés par Turner [1] aux cæcums pyloriques des Téléostéens. C'est là une exception. Généralement ce duodénum se renfle en une poche plus ou moins volumineuse, décrite par Ent, et nommée pour cette raison *Bursa Entiana*. Elle est généralement plus accentuée chez les Raies que chez les Squales.

La vascularisation intestinale artérielle est très simple. Parker [5] signale l'existence de très grandes variations dans le mode d'origine et de distribution des artères splanchniques chez les Élasmobranches ; mais, en réalité, ces variations peuvent se ramener à un plan presque toujours unique, et la seule différence importante réside dans le nombre et le lieu d'origine des troncs artériels issus de l'aorte pour se rendre à l'intestin. C'est le dédoublement de ces troncs principaux qui entraîne les différences que signale Parker.

La vascularisation intestinale veineuse présente deux territoires, ou plutôt deux systèmes différents : celui de la

veine porte-hépatique, de beaucoup le plus important, et celui qui, débouchant dans les sinus cardinaux ou de Monro, au niveau de l'œsophage, amène directement dans le torrent circulatoire une partie du sang qui a irrigué l'intestin, sans qu'il passe au préalable à travers le foie. Ce dernier système, qui peut contracter des rapports étroits avec la vascularisation des organes génitaux, est moins important que le premier et il est établi d'après un plan beaucoup moins constant. Sa nature prête à controverse, et les auteurs qui s'en sont occupés jusqu'ici le considèrent non comme veineux, mais comme lymphatique (chylifère); il a été le point de départ d'une foule de descriptions, anciennes ou récentes, du système dit chylifère des Sélaciens. C'est, en effet, à lui que se rapporte le réseau lymphatique *superficiel* que Meckel décrit conjointement avec un réseau *profond*, dans l'intestin des Sélaciens.

J'étudierai successivement les détails relatifs au système artériel intestinal, au système de la veine porte, et à ce dernier système pseudo-chylifère.

B. — Vascularisation artérielle.

Squales. — Soit un *Galeus canis*. La vascularisation intestinale artérielle est assurée par trois artères principales, qui se ramifient sur les différents viscères de la digestion, et émergent de l'aorte à peu près au même niveau, qui est celui de la partie moyenne ou postérieure des sinus de Monro. Elles passent entre les veines cardinales dilatées pour former ces sinus, puis, suivant une direction presque parallèle, d'avant en arrière, elles se ramifient sur les viscères. La première de ces artères (tronc cœliaque) naît un peu en avant des deux autres, qui se séparent de l'aorte à peu près au même point. Elle assure d'abord, pour une faible part, la vascularisation de la partie antérieure de l'estomac, mais son rôle principal est d'assurer celle de la valvule spirale, dans laquelle elle s'enfonce dès le premier tour de spire et

dont elle suit le bord libre (artère intra-intestinale), et celle de la partie ventrale antérieure de l'intestin valvulaire.

La seconde et la troisième des branches artérielles principales naissent, comme je l'ai dit, à peu près au même point. L'une d'elles se rend à l'estomac, qu'elle joint dans sa partie moyenne ; elle se prolonge pour envoyer des rameaux aux parties adjacentes : rate, tube pylorique, mais surtout à la rate. C'est l'artère splénique.

La troisième, enfin, se rend à l'intestin valvulaire, qu'elle joint dans la région moyenne ou antérieure, et dont elle suit le bord dorsal, concave ou aortique, jusque vers le point où s'insère la glande digitiforme; la vascularisation de celle-ci est assurée, non pas par cette artère, mais par une ou plusieurs artérioles assez courtes, issues de l'aorte dans cette même région, et qui atteignent la glande après avoir traversé le court mésentère qui la réunit à la paroi dorsale de la cavité abdominale.

Cette troisième artère (intestinale-dorsale) assure non seulement l'irrigation des parois de l'intestin, mais encore, *pro parte*, celle de la valvule spirale. Son mode de ramification est très particulier (1) et affecte des dispositions que l'on ne retrouve pas sur les autres viscères. En effet, elle se ramifie en formant des artérioles annulaires, disposées dans des plans parallèles, perpendiculaires au grand axe de l'intestin valvulaire, et dont les artérioles s'anastomosent avec celles des branches symétriquement émises (au moins chez certaines espèces) par l'artère qui court le long de la région ventrale de l'intestin. L'existence de cette dernière artère est moins générale. Dans la majorité des cas, c'est-à-dire chez la plupart des Sélaciens pourvus d'une véritable valvule spirale, ces cercles vasculaires tracent la ligne d'insertion de cette valvule, régulièrement disposée, ainsi que l'avait remarqué Claude Perrault sur *Alopias vulpes*, comme un escalier en limaçon. Ils émettent des branches pour les

(1) Il se retrouve sur l'intestin valvulaire de la plupart des Sélaciens, sauf chez ceux qui sont pourvus d'une valvule en volute.

parois de l'intestin et pour la valvule spirale, et se ramifient ainsi dans deux plans bien distincts.

D'autres espèces présentent des dispositions un peu différentes, mais qui peuvent facilement se ramener à celle-ci.

Tel est le cas de l'*Acanthias*, qui, à première vue, possède une vascularisation intestinale artérielle fort différente de celle du *Galeus canis* (fig. 6).

Remarquons tout d'abord que les viscères de l'*Acanthias vulgaris* ont une forme et une disposition un peu différentes de celles que l'on observe chez le *Galeus*. Chez celui-ci, l'estomac, qui succède à un œsophage relativement étroit, s'élargit et s'allonge, de telle sorte que le fond du sac stomacal se trouve à peu près au niveau de l'appendice digitiforme ; par contre, l'intestin valvulaire remonte très haut dans la cavité abdominale, de telle sorte que les trois parties du tractus : estomac, tube pylorique et intestin valvulaire, dessinent à peu près un N renversé, assez régulier. Au contraire, chez l'*Acanthias vulgaris*, le tube digestif est plus rectiligne. L'estomac, moins vaste, descend aussi beaucoup moins loin dans la cavité viscérale ; il se continue par un tube pylorique moins long et moins rétréci que celui du *Galeus canis* ; ce tube pylorique débouche, comme d'habitude, à la partie antérieure de l'intestin valvulaire, dont la *Bursa Entiana* est au niveau du quart postérieur de l'estomac. En résumé, l'estomac et l'intestin, au lieu de se trouver ici accolés sur la presque totalité de leur longueur, sont rejetés l'un en avant, l'autre en arrière, de telle sorte que les rapports de contact des parties respectives du tractus, les unes avec les autres, sont notablement modifiées.

La vascularisation de ces diverses parties se modifie parallèlement, et d'une manière fort accentuée en ce qui concerne les troncs artériels principaux. Au lieu de trois artères naissant au voisinage l'une de l'autre, nous trouvons ici une artère antérieure, qui est un véritable tronc cœliaque, irriguant l'estomac, le foie et la partie antérieure de l'intestin valvulaire, et quitte l'aorte au niveau des sinus

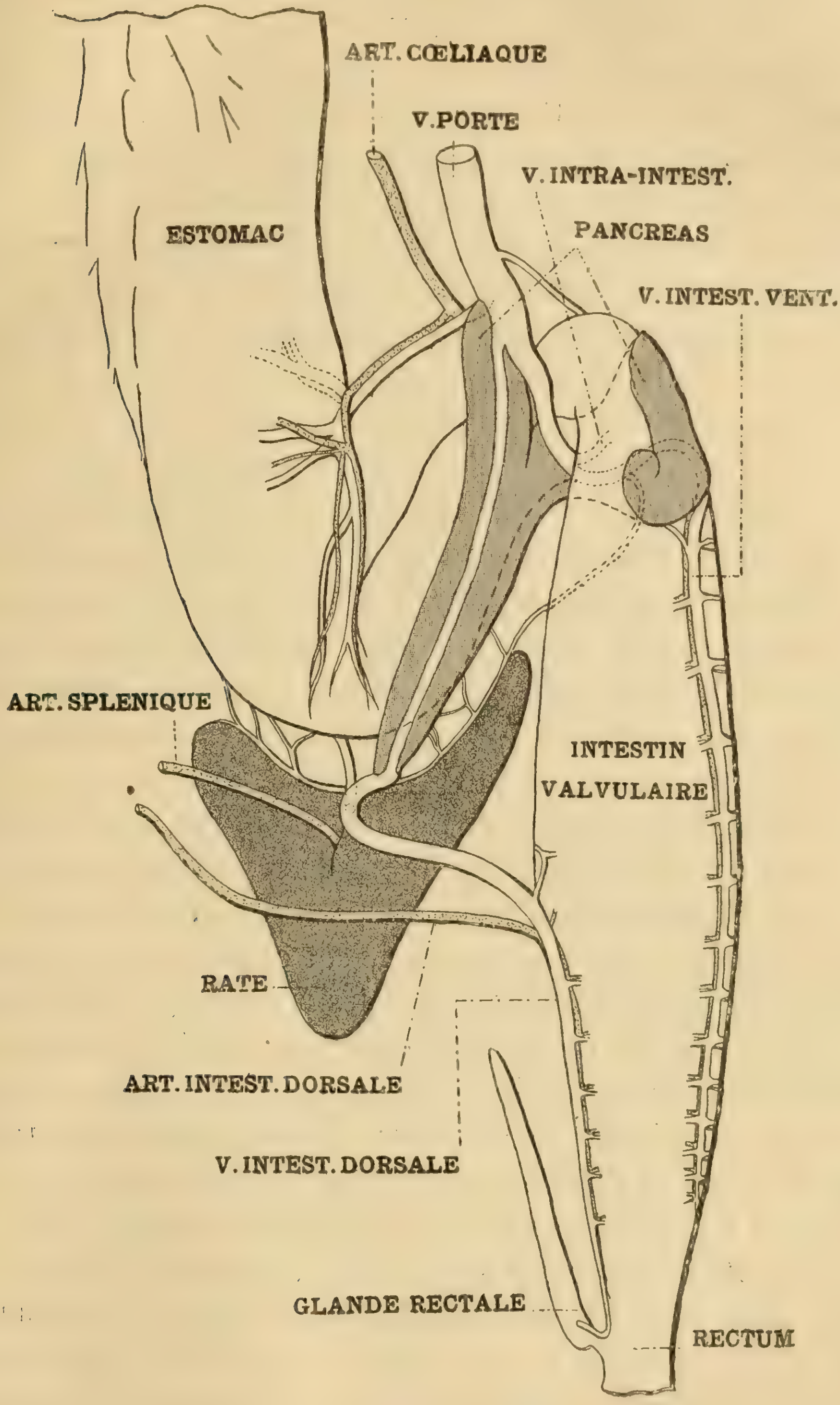


Fig. 6. — *Acanthias vulgaris*. Intestin et ses principaux vaisseaux. Les rapports des diverses parties ont été quelque peu modifiés, de façon à ramener dans un même plan toute la préparation, qui est un peu schématisée. Ces remarques s'appliquent également aux figures similaires.

cardinaux ; les deux autres artères, qui se rendent, l'une à la rate, l'autre à la partie postérieure de l'intestin valvulaire, quittent l'aorte beaucoup plus bas, dans la région contiguë aux parties qu'elles desservent. Ce fait entraîne une modification importante dans les rapports réciproques des artères intestinales ; néanmoins chacun des trois troncs artériels principaux de l'*Acanthias* peut être facilement homologué à l'un de ceux que je viens de décrire chez le *Galeus canis*.

L'artère antérieure, ou cœliaque, assure toute la vascularisation artérielle stomacale ; après avoir parcouru la cavité abdominale à droite du mésogastre, elle arrive au niveau de la *Bursa Entiana* où elle se divise pour se diriger : d'une part vers l'estomac, d'autre part vers la *Bursa* ; elle se divise encore dans cette dernière région pour assurer la vascularisation de la valvule, à laquelle elle fournit une artère intra-intestinale (1), et celle des parties antérieure et ventrale de l'intestin valvulaire (artère intestinale-ventrale). A l'estomac elle envoie des artères qui se ramifient surtout sur sa région postérieure, voisine du tube pylorique.

La seconde artère principale (art. splénique) de l'*Acanthias vulgaris* naît à peu près au niveau de la partie principale de la rate. Elle forme un tronc simple, qui aboutit au sillon creusé dans la partie moyenne de cet organe, et s'y ramifie ; elle envoie également des artérioles à la région adjacente de l'estomac et du tube pylorique, par l'intermédiaire du mésentère gastro-splénique. Une petite artère, issue du tronc cœliaque au niveau du pancréas, gagne également la rate et ferme le circuit artériel dans lequel elle est comprise.

Quant à la troisième artère principale, qui naît très près de la précédente, après avoir suivi un trajet un peu plus long que celle-ci, elle aboutit à la région moyenne de l'intestin valvulaire, et y forme une artère intestinale-dorsale identique à celle du *Galeus*. Comme cela a lieu dans la plupart des espèces, celle-ci envoie vers la région anté-

(1) Cette artère joint l'intestin au même point que la veine du même nom (fig. 6).

rieure un court rameau, peu important, tandis que vers le bas elle suit toute la région concave, dorsale, de l'intestin valvulaire, sur laquelle elle se ramifie en artérioles annulaires, disposées dans des plans parallèles, perpendiculaires au grand axe de l'intestin, et dont les ramifications s'anastomosent avec celles des branches symétriquement émises par l'artère intestinale-ventrale. Cette artère est encadrée sur presque tout son trajet par les deux rameaux de la veine satellite.

En résumé, par ces deux exemples, celui du *Galeus canis* et celui de l'*Acanthias vulgaris*, on voit quelles modifications peut subir la vascularisation intestinale artérielle pour se mettre en rapport avec les changements survenus dans la disposition des viscères. Chez le *Galeus canis*, ceux-ci étant en quelque sorte coalescents, et ramassés à un même niveau, ils sont desservis par des artères issues elles-mêmes d'un niveau à peu près identique, et les rapports sont plus étroits entre ces diverses artères. Au contraire, chez l'*Acanthias*, le tube digestif étant plus rectiligne, et ses diverses parties se trouvant à des niveaux différents, celles-ci sont desservies par des artères issues de l'aorte à des niveaux eux-mêmes différents, et entre lesquelles les rapports sont moins étroits.

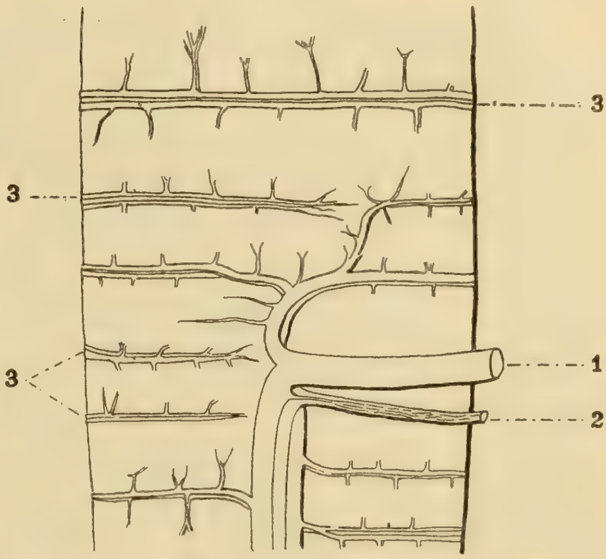


Fig. 7. — *Acanthias vulgaris*. Vaisseaux annulaires de l'intestin. — 1, veine intestinale-dorsale; 2, artère intestinale-dorsale couverte d'une gaine de vasa vasorum (décrite ci-dessous, p. 101); 3, vaisseaux annulaires émis par la veine et l'artère intestinales-ventrales.

Parker a décrit avec le plus grand luxe de détails, dans sa remarquable monographie du système sanguin du *Muste-*

lus antarcticus [5], tous les vaisseaux artériels ou veineux de ce Squale. Il les répartit suivant un certain nombre de groupes distincts. Dans les artères périphériques relatives à l'intestin, il distingue un groupe artériel cœliaco-mésentérique, comprenant : 1° l'artère *cœliaque*, avec α) une artère gastrique antérieure, β) une artère hépatique droite, γ) une artère hépatique gauche et des artères pyloriques, δ) l'artère gastrique ventrale ; 2° l'artère *mésentérique* antérieure, avec : α) l'artère intestinale ventrale, et β) l'artère intra-intestinale.

Dans un autre groupe, celui de l'artère spermatico-mésentérique antérieure, il réunit : α) une artère spermatique antérieure, et β) l'artère dorsale-intestinale. Un nouveau groupe, celui de l'artère liéno-gastrique, comprend : α) des artères pancréatiques ; β) des artères gastriques dorsales ; γ) l'artère splénique. Enfin, un dernier groupe, celui de l'artère spermatico-mésentérique postérieure, renferme : α) les artères spermatiques postérieures, et β) l'artère mésentérique postérieure.

En se reportant au travail de Parker, et surtout aux excellentes figures qui l'accompagnent, il est facile d'identifier les dispositions du *Mustelus antarcticus*, malgré leurs particularités, avec celles que j'ai décrites plus haut sur le *Galeus canis* et l'*Acanthias vulgaris*.

Le premier groupe (cœliaco-mésentérique) est celui qui dépend du tronc cœliaque des figures 7 et 8 du présent travail. Le second (spermatico-mésentérique antérieur) correspond, abstraction faite de ses liaisons avec l'appareil génital, à l'artère intestinale dorsale des mêmes figures. Le troisième groupe (liéno-gastrique), moins complètement identifiable que les autres, correspond au système de l'artère splénique d'*Acanthias*. Enfin le quatrième groupe (spermatico-mésentérique postérieur) n'a de liaison avec l'intestin que par la glande digitiforme, et constitue l'artère (ou les artères) issue de l'aorte au niveau de cette glande et qui s'y ramifie après avoir traversé son court mésentère.

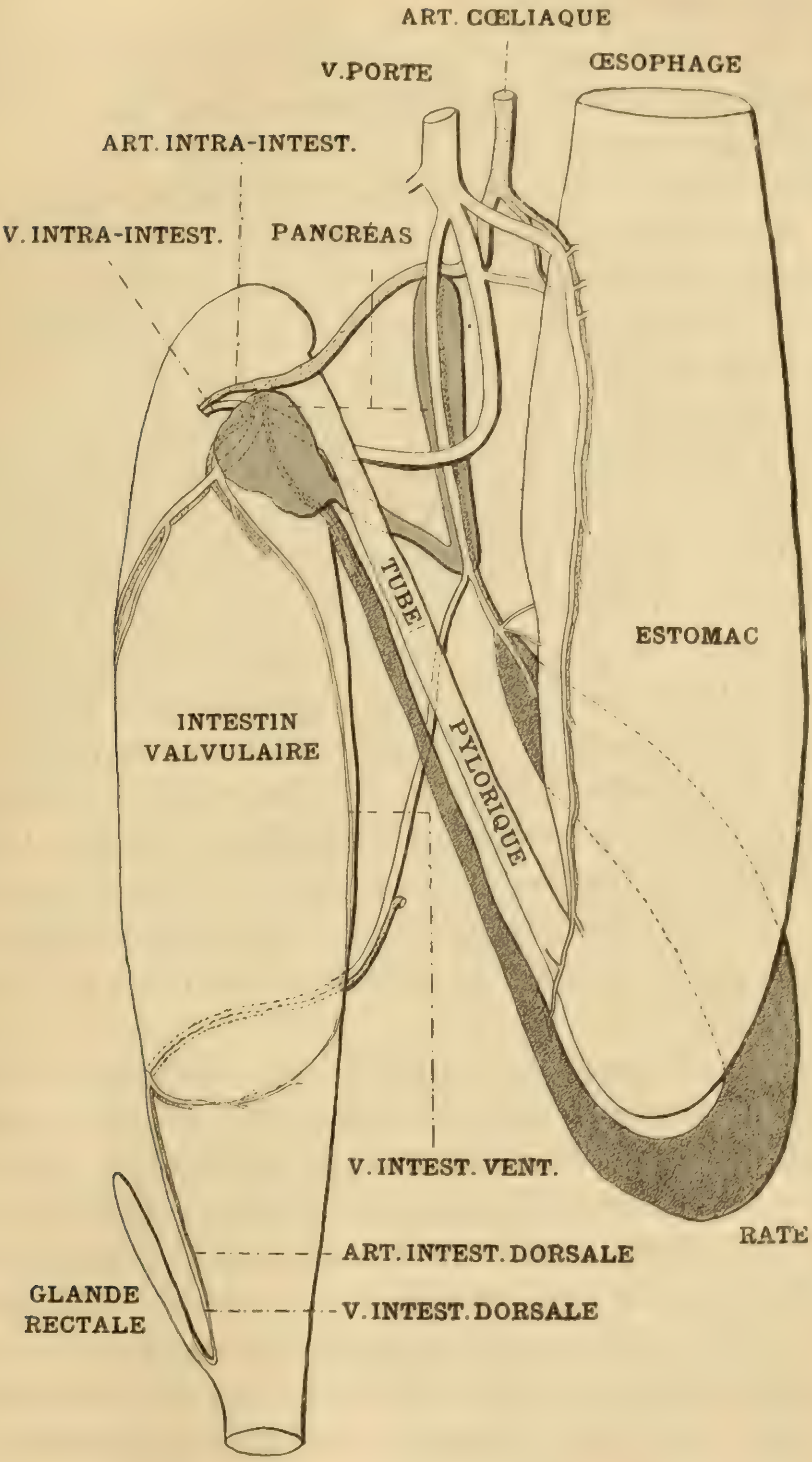


Fig. 8. — *Zygœna malleus*. Intestin et ses principaux vaisseaux.

De tous ces groupes, le premier, celui du tronc cœliaque, est toujours le plus important quant à l'étendue du territoire qu'il dessert.

De nouvelles modifications sont présentées par les Squales à valvule en volute, dont j'étudierai un type, celui du *Zygœna malleus* (fig. 8).

Nous voyons ici deux artères principales apporter au tube digestif le sang artériel (je laisse de côté celle de la glande digitiforme qui n'a pas directement trait au tube digestif). La première, ou tronc cœliaque, irrigue la presque totalité de l'intestin et de ses annexes ; elle envoie vers la région antérieure de l'estomac une artère bientôt ramifiée en deux autres, dont l'une suit toute la région de l'estomac sur laquelle se trouve replié le tube pylorique dans l'état normal des viscères ; et dont la seconde, beaucoup moins importante, n'irrigue que les parties antérieure et moyenne de l'estomac. Un peu plus loin, le tronc cœliaque se divise à nouveau ; l'une des artères ainsi engendrées se dirige vers la *Bursa Entiana*, et se ramifie dans cette région, au niveau de la partie adjacente du pancréas. Je reviendrai plus loin sur les branches qu'elle engendre ainsi. L'autre ramification du tronc cœliaque descend le long du pancréas (dont on remarquera la forme particulière sur la figure 8), puis elle gagne la partie principale de la rate, qui en est très voisine.

Les branches engendrées au voisinage de la *Bursa Entiana* sont au nombre de quatre ; la première, qui est la moins importante, gagne l'une des cornes de la rate ; une autre perfore les parois de l'intestin valvulaire et s'enfonce dans la valvule, dont elle suit le bord libre : c'est l'artère intra-intestinale, qui existait aussi dans les exemples précédents, et dont la présence est générale chez tous les Élasmobranches. La valvule est ici du type enroulé en cornet, ou en volute ; aussi les vaisseaux intestinaux n'y présentent-ils pas la disposition cerclée que l'on remarque chez les Sélaciens à valvule en spirale. En effet, les deux dernières rami-

fications de l'artère dont je viens de parler suivent une direction rectiligne, le long de l'intestin valvulaire, où elles courent d'avant en arrière, en divergeant un peu, sans émettre d'artérioles annulaires.

Le second tronc artériel principal ne forme ici que l'artère intestinale dorsale, comme le troisième tronc d'*Acanthias*. Il joint l'intestin valvulaire dans sa région postérieure et le suit jusqu'au rectum ; son trajet sur l'intestin est assez court et orienté dans la même direction que l'une des branches artérielles qui, comme je l'ai dit plus haut, descendent le long de l'intestin. Près du point où l'artère intestinale-dorsale joint l'intestin, elle émet un rameau qui va s'anastomoser avec la seconde de ces dernières branches artérielles.

Cette dernière partie du système artériel intestinal est très particulière, et ne paraît revêtir cette forme que chez les Squales à valvule en volute.

Raies. — Hyrtl [4] a figuré et nommé presque tous leurs vaisseaux, et ce sont ses dénominations qui, depuis, ont prévalu et ont été étendues aux artères analogues que l'on rencontre chez les Squales et même chez les Téléostéens. Ceux-ci, en effet, ont une vascularisation artérielle intestinale assez semblable à celle des Élasmobranches, tandis qu'il n'en est pas de même de la vascularisation veineuse.

Chez les Téléostéens (Voy. Cuvier, Agassiz et Vogt), une artère abdominale ou cœliaque naît de l'aorte dorsale dès l'origine de celle-ci, et se ramifie sur l'intestin en formant : 1° une artère intestinale, qui se divise en gastro-splénique, gastro-hépatique, et deux mésentériques ; 2° une artère de la vessie natatoire ; 3° deux artères spermatiques.

Chez les Raies, l'artère abdominale se dédouble (Monro) ; elle est remplacée par deux troncs issus de l'aorte au voisinage l'un de l'autre, et dont le premier est généralement appelé artère cœliaque, tandis que le second reçoit plutôt le nom de mésentérique. J'ai employé plus haut, pour les Squales, la première de ces expressions ; quant à la seconde,

empruntée à l'anatomie humaine, peut-être y a-t-il moins

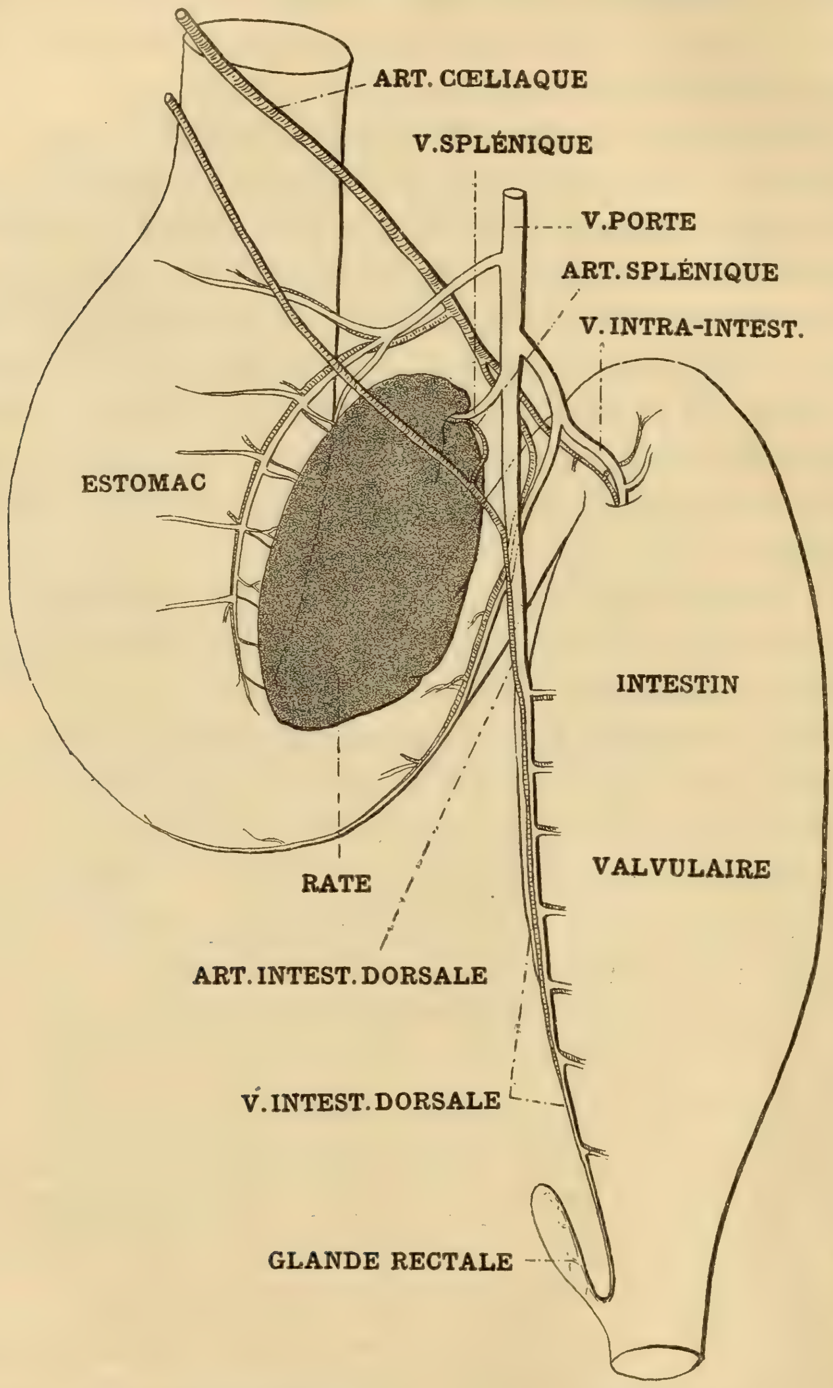


Fig. 9. — *Raja clavata.* Intestin et ses principaux vaisseaux. (Le pancréas est supprimé.)

de motifs pour la conserver en raison du rôle spécial qu'a ici la veine qu'elle désigne. Le nom d'artère intestinale-dor-

sale aurait l'avantage de rappeler sa situation et ce rôle.

La figure 9 reproduit les principales artères intestinales chez une *Raja clavata*.

L'artère cœliaque dessert l'estomac, le foie, la valvule spirale, où elle forme toujours une artère intra-intestinale, moins développée que chez la plupart des Squales, où elle peut atteindre des dimensions considérables (*Carcharias*, *Zygæna*). Elle dessert encore, par de petites artérioles, la partie antérieure de l'intestin valvulaire, mais elle ne forme pas, comme chez un grand nombre de Squales, d'artère intestinale-ventrale.

La seconde artère (mésentérique) dessert la rate, à laquelle elle envoie une petite artériole, qui y pénètre au voisinage de la veine splénique. Mais son rôle principal est de former une artère intestinale-dorsale, d'autant plus importante ici qu'il n'y a pas d'intestinale-ventrale. Elle émet de nombreux vaisseaux annulaires (environ de 7 à 10) qui cerclent complètement l'intestin et s'anastomosent fréquemment les uns avec les autres.

C. — Système porte-hépatique.

Lorsqu'on ouvre la cavité abdominale d'un Sélacien, Squale ou Raie, on est tout d'abord frappé par le volume énorme du foie. Celui-ci est généralement composé de deux lobes symétriques (plus rarement de trois) à peu près égaux, et entre lesquels on peut remarquer un petit lobe cystique, le plus souvent très peu développé. En rabattant ces lobes, latéralement ou antérieurement, on voit que chacun d'eux reçoit une forte branche veineuse, provenant de la division d'un tronc, presque toujours unique, qui est celui de la *veine porte*, et dont les racines sont formées par les veines du tube digestif et de ses annexes, c'est-à-dire par les veines gastriques, intestinales proprement dites, spléniques et pancréatiques.

Le tronc de la veine porte peut revêtir divers aspects. Le

plus souvent il est unique, assez court; c'est le cas que je figure chez le *Galeus canis*, l'*Acanthias vulgaris*, et le *Scyllium stellare* (fig. 10, 11, 12). Il appartient ainsi au cinquième type de Rathke. Divers auteurs ont signalé d'importantes variations dans la constitution de ce tronc principal. Il est double chez la Torpille (Duvernoy), multiple chez *Zygœna* (Meckel) (1). En général, il finit par se diviser en autant de ramifications qu'il y a de lobes du foie, chacun de ces lobes recevant ainsi une veine distincte, qui y pénètre à la partie antérieure et dorsale. Chez les Raies (Monro), la veine porte se divise ainsi en trois parties, et il en est de même chez beaucoup de Squales.

La manière dont se répartissent les branches de la veine porte sur les différents viscères se fait d'après un plan assez constant, en rapport avec l'uniformité d'organisation du tube digestif des Sélaciens.

Squales. — Étudions par exemple le *Scyllium stellare*. Le tronc principal de la veine porte est unique et court; il longe l'estomac jusqu'au niveau de la pointe postérieure du pancréas, auquel il est accolé, et dont il reçoit de nombreuses veinules. Un peu en avant du point où la veine porte joint le pancréas, c'est-à-dire dans sa région tout à fait antérieure, elle reçoit une première branche qui se ramifie sur la partie ventrale de l'estomac, parcourant ainsi presque toute une face de ce viscère : c'est la veine gastrique-ventrale. Un peu au-dessous du débouché de cette veine, dans la région où la veine porte commence à s'accoler au pancréas, celle-ci reçoit encore deux branches, relativement symétriques. L'une de ces branches se rend à la partie antérieure de l'estomac, qu'elle joint après un court trajet, et sur laquelle elle se ramifie : c'est la veine gastrique-antérieure; l'autre branche, beaucoup plus importante, se rend à l'intestin valvulaire qu'elle joint près de la *Bursa Entiana*; nous en reparlerons plus loin.

Au niveau de la pointe postérieure du pancréas, la veine

(1) Je pense que Meckel veut dire simplement que ce tronc se ramifie en arrivant au foie.

porte cesse de former un tronc principal unique, pour se ramifier en plusieurs branches; elle forme alors une sorte

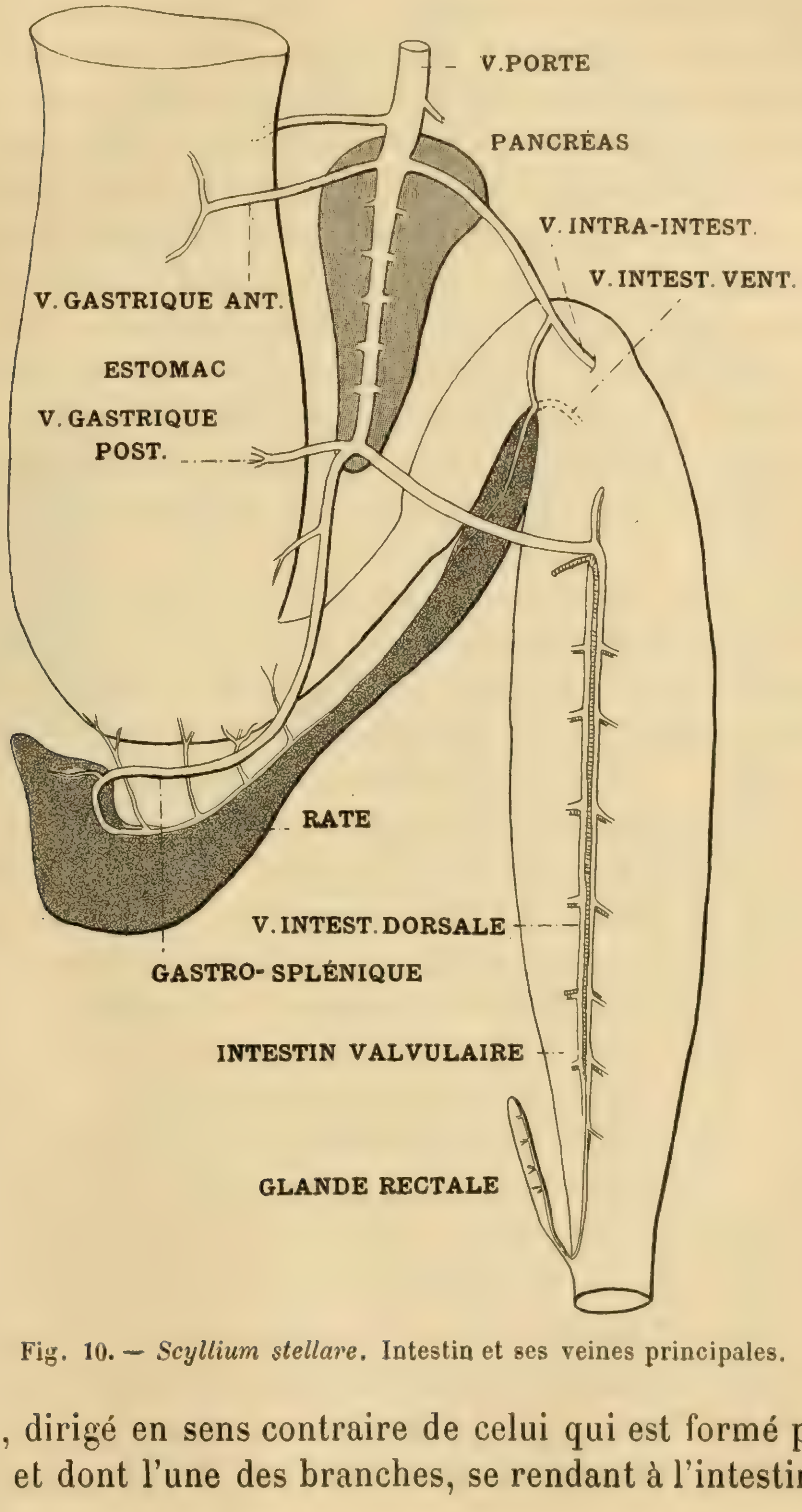


Fig. 10. — *Scyllium stellare.* Intestin et ses veines principales.

de V, dirigé en sens contraire de celui qui est formé par la rate, et dont l'une des branches, se rendant à l'intestin val-

vulaire, le joint dans sa partie moyenne. Elle s'y accole à l'artère intestinale-dorsale et doit recevoir le nom de veine intestinale-dorsale. L'autre branche du V se ramifie elle-même rapidement. Elle envoie d'abord une veine à la partie adjacente de l'estomac; cette veine, assez semblable à la gastrique-antérieure, peut recevoir le nom de gastrique-postérieure. La veine dans laquelle se jette celle-ci descend elle-même le long de l'estomac. Arrivée à la partie terminale de ce viscère, elle s'incurve, va rejoindre la plus courte des deux branches de la rate, s'accole à celle-ci et suit son bord concave, de manière à remonter jusqu'à la partie moyenne de la grande branche splénique qui se dirige vers la partie antérieure de l'intestin valvulaire. Sur son trajet, elle reçoit, par l'intermédiaire du mésentère gastro-splénique, des veinules qui se ramifient sur l'estomac et le tube pylorique.

Cette veine, commune à l'estomac et à la rate, peut recevoir le nom de gastro-splénique. Ainsi se trouve assurée la vascularisation veineuse de l'estomac, de la portion initiale du tube pylorique, du pancréas et de la masse principale de la rate.

La veine symétrique du tronc gastrique-antérieur est, comme je l'ai dit plus haut, fort importante. Elle plonge directement dans l'intestin valvulaire, au-dessous de la *Bursa Entiana*, mais, un peu en avant de ce point, elle reçoit une autre veine qui, elle-même, se ramifie en deux autres. L'une de ces dernières se dirige vers la grande branche de la rate, s'accole au tissu splénique et, descendant le long de cette branche, finit par s'anastomoser avec la partie récurrente de la veine gastro-splénique : ce sera la veine splénique-antérieure. La seconde veine parcourt la région ventrale de l'intestin valvulaire et s'y divise en veinules; elle est réduite chez le *Scyllium stellare* à un tronc assez court, mais atteint fréquemment un assez grand développement ; c'est la veine intestinale-ventrale.

La grosse veine dans laquelle vont se jeter la splénique-

antérieure et l'intestinale-ventrale pénètre, ai-je dit, dans

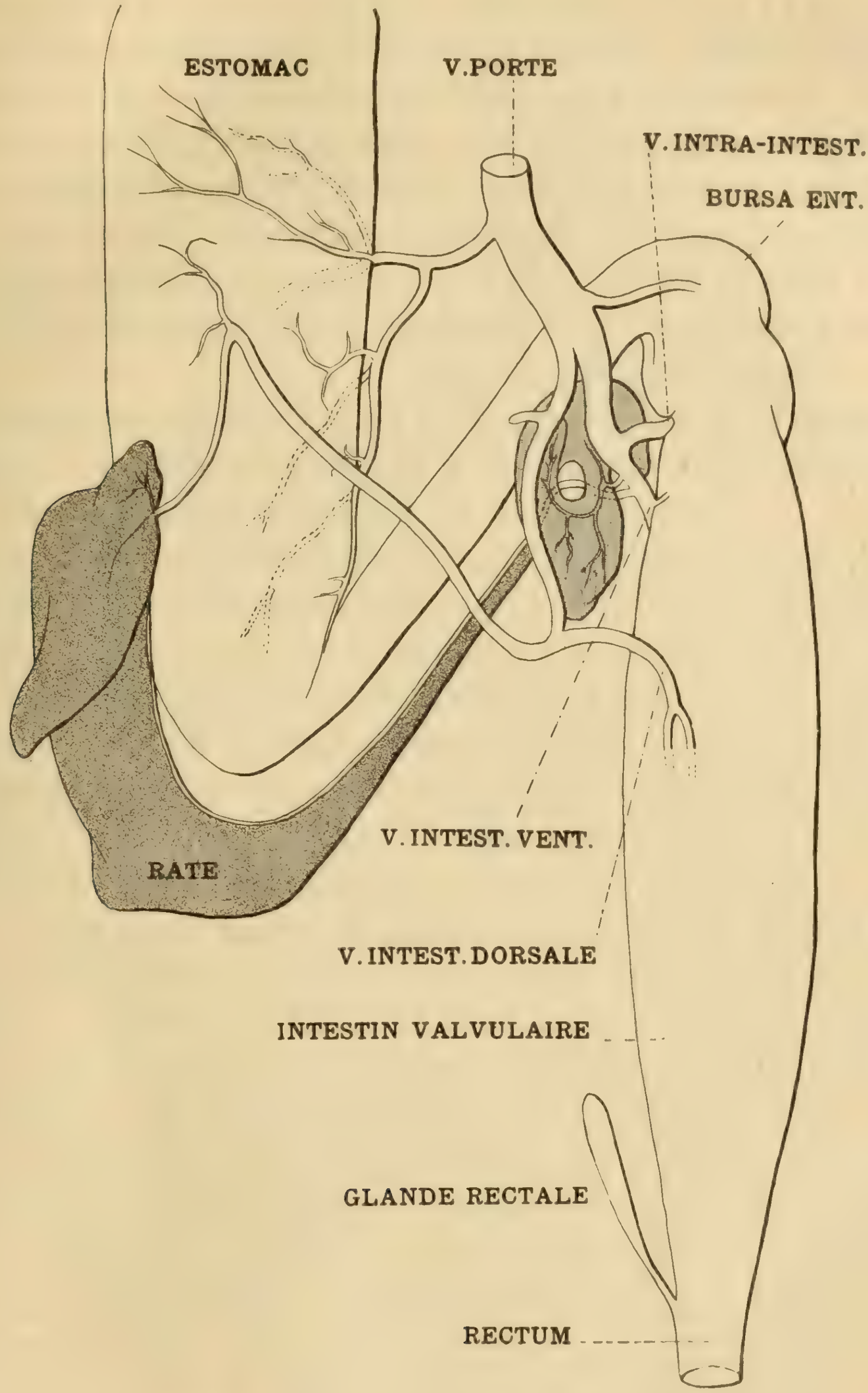


Fig. 11. — *Galeus canis.* Système porte-hépatique.

l'intestin valvulaire. La plupart des anatomistes qui se sont

occupés du système circulatoire des Sélaciens ne l'ont pas suivie plus loin et l'ont tout aussi négligée que son artère satellite : l'intra-intestinale. C'est, en réalité, l'une des plus importantes de celles qui assurent la vascularisation de l'intestin valvulaire; avec l'intestinale-dorsale, c'est assurément la plus constante. Cette veine pénètre dans les parois de l'intestin au point où celui-ci reçoit les canaux cholédoque et pancréatique, et l'artère intra-intestinale; puis elle s'enfonce dans la valvule spirale dont elle suit le bord libre, et y prend une situation et un rôle analogues à ceux de la veine intra-intestinale de la Lamproie.

Quant à la veine qui naît à l'extrémité postérieure du pancréas, symétriquement à la gastro-splénique, et va joindre la partie moyenne de l'intestin valvulaire, elle a aussi, dans la nutrition, un rôle considérable. Arrivée au contact de l'intestin, elle se divise, comme l'artère intestinale-dorsale, en deux branches, dont l'une, très courte, remontant en avant dans la direction de la *Bursa Entiana*, ne tarde pas à se ramifier dans l'épaisseur de l'intestin, et dont l'autre, beaucoup plus importante, descend au contraire le long du bord dorsal de celui-ci, atteint le pédoncule de la glande digitiforme, et remonte le long de cette glande dont elle reçoit le sang par un grand nombre de veinules. La veine intestinale-dorsale ainsi réalisée est double sur presque tout son parcours et encadre l'artère du même ordre, dont le tronc unique se trouve emprisonné entre les deux veines résultant de ce dédoublement. Ces dernières émettent, comme l'artère, des ramifications annulaires qui cerclent l'intestin de rameaux artérioso-veineux régulièrement disposés. Le plus souvent, ces rameaux annulaires sont eux-mêmes composés d'une artériole encadrée entre deux veinules; les anastomoses sont fréquentes entre les divers anneaux vasculaires (Voy. la figure 7).

D'autres anastomoses se remarquent entre la veine intra-intestinale et les deux autres veines principales de l'intestin valvulaire. La figure 12 montre l'une de ces anastomoses,

très large et très nette, entre l'intra-intestinale et l'une des branches de l'intestinale-dorsale, tout près du point où celle-ci quitte l'intestin (*Acanthias vulgaris*).

Malgré quelques variations spécifiques, et même individuelles, le système porte-hépatique des Sélaciens peut se ramener au plan que je viens de décrire chez le *Scyllium stellare*.

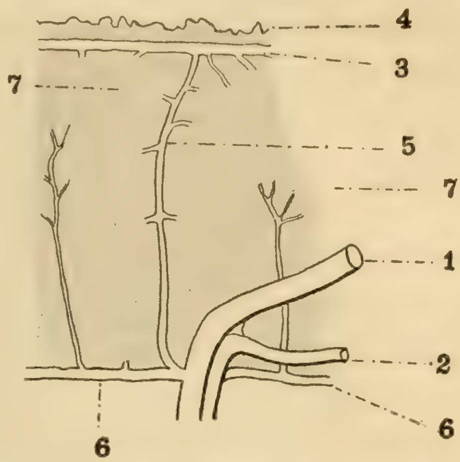


Fig. 12. — *Acanthias vulgaris*. Anastomose entre la veine intra-intestinale et un rameau de l'intestinale-dorsale. — 1, veine intestinale-dorsale; 2, artère intestinale-dorsale; 3, veine intra-intestinale; 4, bord plissé de la valvule; 5, anastomose entre la veine intra-intestinale et le rameau de l'intestinale-dorsale; 6, vaisseau annulaire émis par la veine intestinale-dorsale; 7, partie de la valvule, étalée.

Si l'on examine ce système chez un *Centrophorus granulosus*, par exemple, on voit que, malgré quelques différences, il se compose de vaisseaux identiques à ceux que je viens d'énumérer.

Les veines gastriques forment, à la face dorsale de l'estomac, deux veines : l'une antérieure, l'autre postérieure, débouchant très près l'une de l'autre dans le tronc unique de la veine porte, vers le tiers antérieur de l'estomac. La face ventrale du même viscère présente trois veines principales débouchant isolément dans la veine porte, et couvrant de leurs ramifications toute cette partie de l'estomac. Il y a ici une véritable rate accessoire, analogue à celle que Moreau a signalée chez la Centrine. La partie antérieure de la grande branche splénique (celle qui se trouve le plus fréquemment dans l'angle formé par le tube pylorique et l'intestin) est en effet entièrement détachée de la masse principale de la rate, et se trouve rejetée plus haut, contre l'estomac.

La veine porte, après avoir reçu le débouché des deux veines gastriques dorsales, suit le pancréas en s'enfonçant dans le tissu pancréatique sans y disparaître tout à fait.

Comme chez les autres Squales, elle reçoit un tronc formé

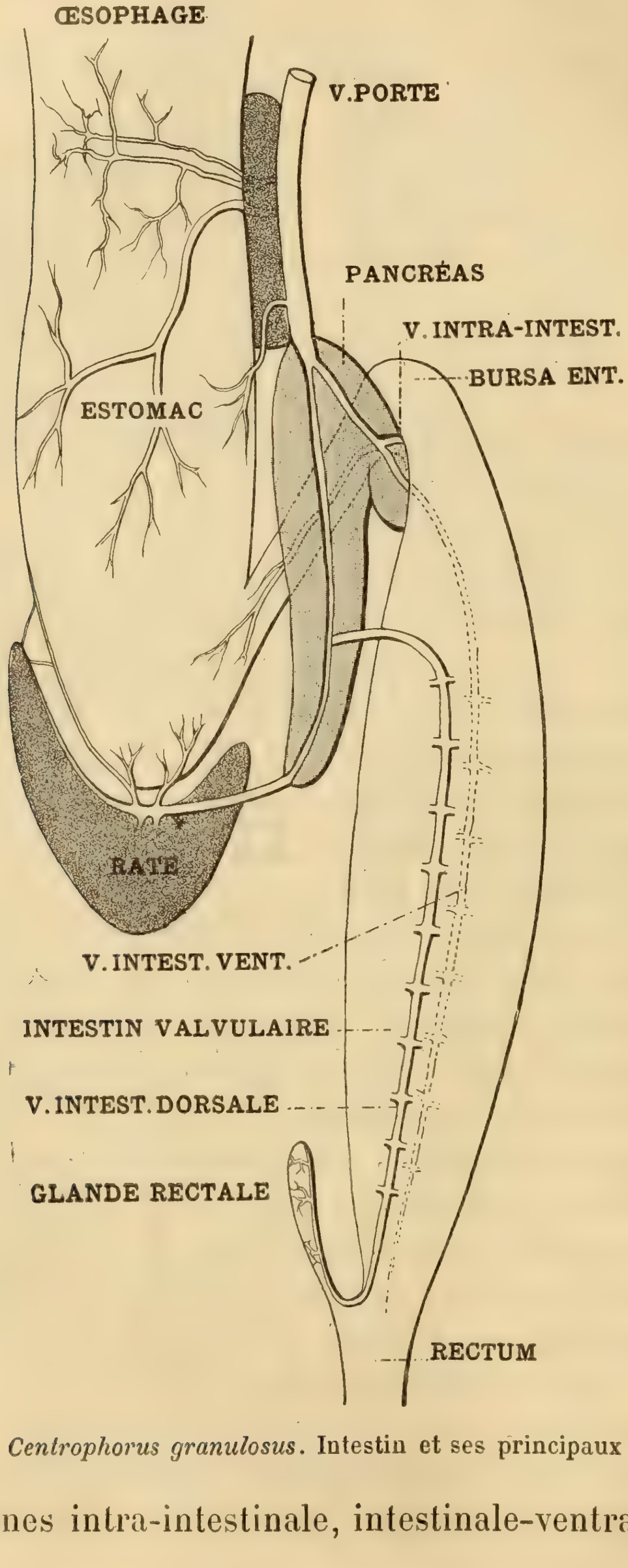


Fig. 13. — *Centrophorus granulosus*. Intestin et ses principaux vaisseaux.

par les veines intra-intestinale, intestinale-ventrale et splé-

nique-antérieure ; mais ici cette dernière veine ne pourrait recevoir ce nom que par analogie, car, par suite de la formation d'une rate accessoire rejetée plus haut, elle se ramifie surtout sur le tube pylorique. La veine porte reçoit la veine intestinale-dorsale vers le tiers postérieur du pancréas ; puis elle prolonge son trajet, devient libre, et atteint la portion médiane de la rate, où elle se ramifie en plusieurs branches qui se distribuent les unes dans cet organe, les autres sur la partie adjacente de l'estomac.

Les vaisseaux intra-intestinaux existent ici, comme d'ailleurs chez tous les Plagiostomes. Sur un exemplaire bien injecté de *Centrophorus granulosus*, la valvule spirale se montrait abondamment vascularisée, et recouverte comme d'un véritable plexus par les ramifications des vaisseaux intra-intestinaux. Je rappellerai, du reste, que, de ces vaisseaux, on n'a tout d'abord connu que la veine, découverte par Duvernoy (Voy. ci-dessus) et longtemps considérée comme aberrante et propre à quelques espèces pourvues de valvule en volute. Les vaisseaux intra-intestinaux ont été ensuite revus chez quelques Squales par Parker, qui a même trouvé la veine intra-intestinale, sous forme d'un tronc important, chez *Callorhynchus antarcticus* (1). J'ai retrouvé ces vaisseaux chez tous les Plagiostomes que j'ai pu étudier (Squales, Raies, Chimère arctique) (2), mais avec des difficultés variables, car ils sont parfois assez réduits, comme chez les Raies, et il convient, pour les bien étudier, de choisir la partie antérieure ou la partie moyenne de la valvule. Dans la partie terminale de celle-ci, ils peuvent devenir très fins, et finissent par se confondre avec des lacunes dont je parlerai plus loin, et qui sont identiques à celles de la Lamproie. Il arrive parfois que les injections ne pénètrent pas

(1) On sait que les Holocéphales se réduisent à deux genres : *Callorhynchus*, des mers du Sud, et *Chimæra*, d'une distribution géographique assez étendue.

(2) La valvule spirale d'un *Ceratodus Forsteri* m'a également montré des vaisseaux intra-intestinaux, dont je n'ai pu faire l'étude complète par suite du mauvais état de conservation de cette pièce.

dans ces vaisseaux, surtout chez les espèces où ils sont d'un calibre réduit; c'est surtout ce qui arrive avec les masses injectables à chaud, car si l'on ouvre l'intestin pour favoriser une élévation de température de la valvule, on risque de déterminer des lésions par lesquelles s'échappe la masse injectée, et si l'on ne pratique aucune ouverture dans l'intestin, la valvule ne participe pas à l'élévation de température des parois intestinales, et la masse se fige dans la partie initiale de ses vaisseaux.

D'après tout ce qui précède, on voit que le système porte-hépatique est constitué d'après un plan constant. Celui d'un *Centrophorus* est analogue à celui d'un *Scyllium*, et d'autres exemples nous montreraient une analogie identique. La vie dans les grands fonds (c'est le cas du Centrophore) ne détermine aucune modification dans cette partie du système veineux, et ne paraît du reste influencer aucune des autres parties de ce système.



Fig. 14. — *Scyllium catulus* ♀. Veine commune à l'ovaire et à l'intestin.

D'intéressantes particularités sont présentées par certaines espèces chez lesquelles apparaissent des liaisons étroites entre la vascularisation veineuse intestinale et celle des organes génitaux. C'est ainsi qu'en étudiant le *Scyllium catulus* ♀, on voit un large vaisseau, presque sinusi-

forme, se détacher de la région médiane antérieure de la paroi dorsale du corps, puis se diriger, d'avant en arrière, à la face ventrale de l'ovaire (unique chez *Scyllium*), et se ramifier tant sur la glande génitale que sur l'intestin valvulaire. La congestion dont cette partie est le siège, à l'époque de l'activité sexuelle, rend cette disposition encore plus évidente (fig. 14).

Je rappellerai enfin qu'une description très détaillée des veines de *Mustelus antarcticus* a été donnée par T.-J. Parker [5], qu'il faut citer à chaque page lorsqu'on étudie la vascularisation des Sélaciens.

Raies. — Le système porte-hépatique y est constitué d'une manière analogue à celle des Squales ; il est peut-être un peu plus condensé. Parker [1], dans sa description du système veineux de la Raie (1), étudie ce système en quelques lignes qui suffisent à en donner une idée exacte, abstraction faite de son omission de la veine intra-intestinale et du manque de description des autres veines de l'intestin valvulaire. Il remarque que la veine porte est formée par deux facteurs principaux : l'un (gastrique) pour l'estomac, l'autre (mésentérique) pour l'intestin, le tronc mésentérique étant formé d'une branche principale venant du côlon (intestin valvulaire), d'une veine splénique, de trois petites pancréatiques, et d'une duodénale.

La figure 9 représente la vascularisation intestinale de *Raja clavata*. On y voit un tronc porte unique, recevant d'abord une veine gastrique, presque immédiatement ramifiée en trois autres, puis une veine qui descend le long du tube pylorique, gagne la grande courbure de l'estomac, et reçoit, près de son embouchure, l'affluent de la veine intra-intestinale. La veine porte, continuant sa course d'avant en arrière, reçoit une veine splénique, puis se prolonge en une veine intestinale-dorsale analogue à celle des Squales. Celle-ci émet des vaisseaux annulaires, cerclant l'intestin

(1) L'espèce qu'il décrit est *Raja nasuta*.

valvulaire et y traçant extérieurement les tours de spire de la valvule ; elle reçoit encore le sang de la glande digitiforme. On n'observe pas ici de veine intestinale-ventrale, mais l'intra-intestinale, au sortir de l'intestin, reçoit quelques veinules de la région antérieure de cet intestin.

D. — Système sus-hépatique.

Le sang amené au foie par la veine porte est repris, après avoir traversé cette glande, par des veines sus-hépatiques généralement modifiées d'une façon fort remarquable. Chaque lobe du foie comporte le plus souvent une grosse veine sus-hépatique ; toutes les veines ainsi formées convergent vers la partie antérieure de l'organe, et y engendrent par leur confluence, sauf de très rares exceptions, un vaste sinus que traverse le sang sus-hépatique avant d'être déversé dans les canaux de Cuvier. Ce sinus équivaut à la veine cave postérieure qui prend un si grand développement chez les Vertébrés plus élevés (1). Les veines cardinales des Poissons ne sont en effet que l'équivalent des azygos.

C'est Monro [2] qui paraît avoir décrit le premier le sinus sus-hépatique (2) des Sélaciens. La disposition très particulière qu'affectent les veines sus-hépatiques du

(1) Il n'est peut-être pas inutile de rappeler que, chez les Ganoïdes, cette ébauche de veine cave postérieure prend un commencement de développement; elle se prolonge assez loin dans l'abdomen, et ressemble ainsi à la veine cave des Vertébrés supérieurs.

(2) Cette expression de sinus *sus-hépatique*, c'est-à-dire formé par les veines de ce nom, est équivalente à celle de sinus *hépatique*. Des anthropotomistes, peu habitués à l'anatomie comparée, ont parfois appliqué la première de ces expressions au sinus veineux commun, encore nommé sinus ou canal de Cuvier, formé, si ce n'est chez les Cyclostomes, de deux parties ou canaux symétriques, et qui existe chez tous les Poissons. Pour d'autres sinus, les confusions ont été encore plus graves. Il convient donc de bien définir les termes que l'on applique aux diverses parties de l'appareil vasculaire si remarquable des Sélaciens, si l'on veut éviter des descriptions incompréhensibles.

Lamna cornubica fut décrite par Duméril. Ce Squale présente une remarquable tendance à la division de ses vaisseaux en fins rameaux formant des plexus artérioso-veineux compliqués. La partie antérieure de sa cavité abdominale est occupée par de semblables plexus. Ceux-ci sont composés à la fois par les vaisseaux artériels intestinaux, et par certaines veines sus-hépatiques, dont les nombreuses divisions s'enlacent avec celles des artères ci-dessus pour former des réseaux compliqués. En outre des veines sus-hépatiques qui prennent part à la formation de ces réseaux, il s'en trouve deux autres qui ramènent directement dans les canaux de Cuvier une partie du sang sus-hépatique. Cette disposition ne paraît avoir été retrouvée chez aucun autre Sélacien.

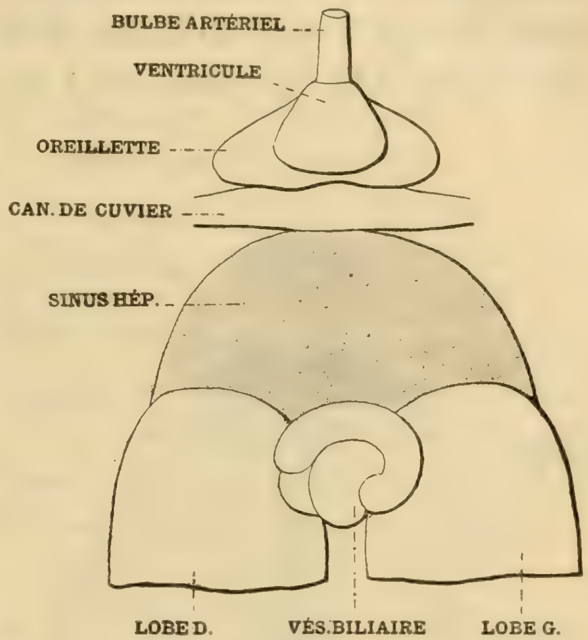


Fig. 15. — *Scyllium stellare*. Foie, dont le sinus veineux sus-hépatique est légèrement distendu.

Dans l'immense majorité des cas, la partie antérieure du foie se trouve simplement prolongée en un vaste sinus, recevant les veines sus-hépatiques, et qui s'avance plus ou moins dans l'intérieur des lobes. Ce sinus a été décrit par divers auteurs ; Sappey [2] en a donné une bonne description ; il le nomme lac sanguin sous-œsophagien, par opposition au lac sus-œsophagien (il désigne ainsi les sinus cardinaux ou de Monro). Lorsqu'on ouvre la cavité abdominale d'un Sélacien, on voit très facilement ce sinus à la partie antérieure du foie ; le plus souvent il est vide ; il est, du reste, fort rare de trouver les vaisseaux ou les sinus

remplis de sang (1), surtout chez un sujet mort depuis plusieurs heures. Dans cet état, le sinus se présente comme formé par une membrane très mince; la partie dorsale et la partie ventrale de ce sinus, qui est aplati contre l'œsophage, sont accolées l'une contre l'autre, et l'on ne se douterait pas ainsi du volume absolument énorme qu'il représente lorsqu'il est, non pas distendu, mais simplement rempli par une injection. Dans sa partie médiane, ce sinus est traversé par un vestige de cloison longitudinale, qui lui donne une apparence tout à fait symétrique. Des trabécules irrégulières obstruent incomplètement sa cavité ; beaucoup d'entre elles sont orientées obliquement, et de manière à relier sa paroi dorsale ou œsophagienne à sa paroi ventrale ; elles empêchent ainsi le sinus de se distendre outre mesure. Dans sa partie postérieure, celui-ci se continue par de grosses veines sus-hépatiques ; il y en a au moins une par lobe du foie ; d'autres veines du même ordre, moins importantes, y débouchent aussi. A sa partie antérieure, il communique avec le sinus de Cuvier, par deux ori-

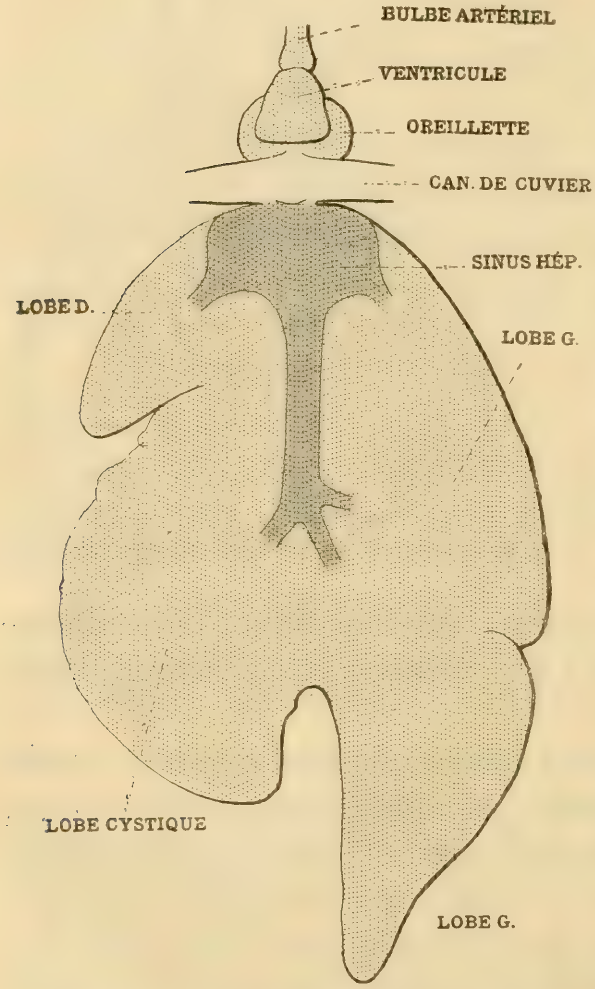


Fig. 16. — *Pristiurus melanostomus*. Foie.

(1) Les vaisseaux du système porte sont au contraire généralement pleins.

fices symétriques, très rapprochés, occupant la région axiale, et correspondant à chacune des deux parties symétriques déterminées par le vestige de cloison médiane. Ces orifices de communication avec les canaux de Cuvier sont disposés de telle sorte que le sang puisse passer du sinus hépatique dans celui de Cuvier, tandis que le retour en sens contraire est impossible; leurs bords sont, à cet effet, repliés en valvules.

Cette description peut s'appliquer à la plupart des Sélaciens (fig. 15); quelques variantes peuvent aussi se présenter; j'en figure une chez un *Pristiurus* (fig. 16).

Cependant, certains Spinacidés présentent une exception fort importante : ils sont dépourvus de sinus sus-hépatique, et le sang qui a traversé le foie se trouve, chez ces Squales, ramené aux canaux de Cuvier par deux grosses veines symétriques, desservant l'une le lobe droit, l'autre le lobe gauche de cet organe. Ces deux veines, indépendantes l'une de autre, sont complètement incluses dans le tissu de la glande, et débouchent séparément dans les canaux de Cuvier par deux orifices identiques à ceux du sinus hépatique des autres Sélaciens (fig. 17).

N'ayant d'abord constaté cette absence que chez les Centrophores, qui vivent habituellement dans la zone abyssale de l'Océan, je m'étais demandé s'il y avait là un fait en rapport avec les conditions physiologiques de la vie dans les grands fonds. Mais à la suite de recherches faites aux pêcheries de Requins de Sétubal (1), j'ai pu trancher cette

(1) L'un des ports principaux du Portugal, au sud de Lisbonne. Depuis un temps immémorial, les pêcheurs de cette localité se livrent à la pêche des Squales, qu'ils vont chercher jusque sur des fonds de 1800 mètres et plus. Les naturalistes du *Travailleur* avaient assisté à cette pêche fort curieuse, et une intéressante description en fut donnée par M. Vaillant dans les comptes rendus de leur voyage. Depuis cette époque, les conditions générales de la pêche, sur cette partie des côtes du Portugal, se sont profondément modifiées, et la pêche des Requins a fait place à d'autres industries moins dangereuses et plus lucratives. Il m'a été possible, néanmoins, de me procurer les différentes espèces de Squales que je désirais étudier. En effet, à certaines époques, les pêcheurs de Sétubal abandonnent les filets à Sardines pour se livrer à la pêche d'un autre Téléostéen, le *Lepidopus argenteus*, Poisson très

question dans le sens négatif, car j'ai retrouvé la même disposition chez d'autres Spinacidés qui vivent dans la zone littorale ou dans la zone côtière (genre *Acanthias*). Il y a donc là une disposition propre à certains membres d'une même famille, peut-être à tous, mais indépendante des conditions dans lesquelles ils vivent actuellement. En effet, aucune cause physiologique actuelle ne saurait être invoquée ici; le régime d'un *Acanthias* ne diffère pas sensiblement de celui d'un *Scyllium*; ces deux genres, dont l'un n'a pas de sinus hépatique, tandis que l'autre en possède un, très développé, vivent dans les mêmes milieux et sont souvent capturés par les mêmes lignes. Des conditions embryologiques doivent donc intervenir seules pour déterminer la présence ou l'absence de ce sinus.

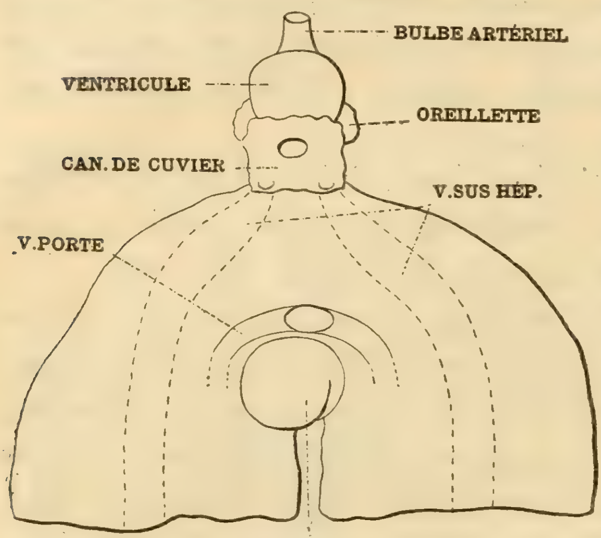


Fig. 17. — *Centrophorus granulosus*. Foie, montrant l'absence de sinus sus-hépatique.

recherché, qui vit habituellement fort loin des côtes, mais remonte à certains moments (de février à juin) sur des fonds de 100 à 200 mètres, où il est pris par les pêcheurs de Sétubal. En même temps que le *Lepidopus argenteus*, ceux-ci capturent parfois des Centrophores et des Centroscymnes, qui paraissent être venus sur ces fonds en poursuivant le *Lepidopus* à la façon dont divers Squales poursuivent les bancs de Poissons. Ce fait montre que ces Centrophores et ces Centroscymnes, qui vivent habituellement et normalement dans la zone abyssale, où on les croyait confinés, peuvent émigrer de celle-ci vers la zone côtière. Du reste, il ne paraît exister dans leur organisation aucune particularité qui doive limiter leur habitat. Sans doute, le facteur température, reconnu le plus important à ce point de vue, est fort différent dans la zone abyssale et dans la zone de 100 à 200 mètres, mais l'émigration des Squales des grands fonds ne peut se faire que lentement, en leur permettant, par conséquent, le passage ménagé des températures très froides des abysses aux températures plus douces de la zone côtière.

Le sinus veineux sus-hépatique des Sélaciens présente une ressemblance frappante avec celui que l'on observe chez certains Mammifères plongeurs (Cétacés, Pinnipèdes, Loutre, Castor...). Néanmoins, chez ceux-ci, nous ne trouvons pas les trabécules qui, chez les Sélaciens, réunissent entre elles les parois du sinus. Cette disposition particulière que présente le foie de certains Mammifères a, depuis longtemps, frappé les anatomistes, qui se sont efforcés, avec plus ou moins d'ingéniosité, d'en découvrir la raison physiologique. La raison généralement admise, tant pour ce sinus que pour les autres dispositions sinusiformes ou plexiformes que l'on rencontre chez ces derniers Mammifères, et aussi chez les Oiseaux plongeurs et même chez les Tortues, est la suivante : lorsque l'animal plonge, l'hématose ne peut se produire, puisque l'air n'arrive plus au contact de l'épithélium pulmonaire ; néanmoins, la circulation continue à s'effectuer par suite de l'ininterruption des mouvements du cœur. Dès lors, le sang veineux se rassemble dans les sinus ou plexus dont le système circulatoire est pourvu, et lorsque l'animal revient à la surface de l'eau pour y respirer, la totalité du sang ainsi emmagasiné est déversée dans la veine cave, et de là dans la circulation pulmonaire, où s'effectue l'hématose. On a fait remarquer que la présence d'une sorte de sphincter autour de la veine cave inférieure du Phoque et du Marsouin, entre le diaphragme et l'oreillette (M.-J. Weber), pouvait favoriser cette stase sanguine. Ce sphincter paraît ne pas toujours exister (Siebold et Stannius).

Cette théorie fort ingénieuse a rencontré des contradicteurs. Je ne puis que renvoyer, pour sa discussion, à la traduction française du traité de Meckel, annotée, à ce point de vue, par le traducteur. Il est bien certain que les causes invoquées pour expliquer la présence du sinus chez certains Mammifères ne sauraient être admises ici pour les Sélaciens. Il a toujours paru évident que, chez ceux-ci, il résulte d'une coalescence des veines sus-hépatiques, mais le processus de

cette coalescence ne paraît avoir été connu que dans ces temps derniers.

Lafite-Dupont, qui a étudié récemment la formation des sinus veineux chez les Sélaciens, décrit, comme engendrant cette formation, trois processus différents. Il résume ainsi le troisième de ces processus, qu'il a observé pour les sinus hépatique et rénaux de la Torpille : « Si une série de veinules deviennent coalescentes et s'unissent par perte de substance dans les cloisons, le résultat final est la formation d'un champ vasculaire veineux avec tractus, comme dans l'angiome. C'est donc un processus général d'atrophie veineuse. » Dès lors, la disposition primitive de ceux des Sélaciens qui sont pourvus d'un sinus hépatique doit être d'avoir, à la place de ce sinus, un plexus formé de nombreuses veinules qui finissent par se confondre à la suite d'une destruction partielle de leurs parois. Or cette disposition primitive est encore réalisée chez un Squale vivant actuellement : le *Lamna cornubica*, dont j'ai décrit plus haut (p. 12 et 83) le système sus-hépatique. On comprend fort bien que, dans un cas plus ou moins analogue (1) à celui du Lamna, il puisse se produire une coalescence des veines et veinules qui forment le système sus-hépatique, puis une destruction des cloisons coalescentes, ne laissant plus subsister finalement que quelques trabécules formant des vestiges de cloisons; en effet, un semblable processus s'observe, à titre pathologique, dans certains angiomes et a été vu par Lafite-Dupont chez les Sélaciens. Ce processus serait devenu normal chez certains de ceux-ci; fixé par l'hérédité, il aurait fini par y acquérir la valeur d'un caractère commun à diverses espèces, tandis que, chez d'autres espèces, dont il ne paraît plus exister actuellement qu'une seule (*Lamna cornubica*), la disposition primitive, un peu

(1) Je dis plus ou moins analogue, car il s'agit ici d'un *rete mirabile duplex*, intéressant des artères et des veines, tandis que la coalescence engendrant le sinus doit se produire dans un *rete mirabile simplex*, ne comprenant que des veines.

modifiée, a subsisté. L'opinion que je soutenais en 1897, à la suite de mon voyage à Sétubal (dans le rapport que je présentai à la Commission des subventions municipales de voyage attribuées aux laboratoires de l'École pratique des Hautes Études, et dans le *Bulletin du Muséum* de la même année), opinion d'après laquelle ce ne serait pas aux conditions de milieu actuelles qu'il faudrait demander la signification des variations du sinus sus-hépatique, se trouve ainsi vérifiée objectivement.

Il reste à expliquer pourquoi l'on n'observe rien de semblable à ces formations sus-hépatiques chez les Spinacidés. Cette explication me paraît devoir être la suivante : la plupart de ces Spinacidés vivent dans la zone abyssale, à laquelle ils ont emprunté un facies particulier, bien différent du facies de surface, et montrant qu'ils font partie intégrante de la faune de ces régions. Or, on sait que celle-ci est surtout une faune ancienne, résiduelle, restée dans les abysses depuis des époques géologiques fort éloignées de la nôtre, et que la physionomie archaïque de la faune s'accentue spécialement entre 400 et 2000 mètres ; c'est justement dans cette zone que vivent surtout les Squales de fond, et que s'exerçaient les pêches de Sétubal.

Il est donc naturel de s'attendre à trouver chez ceux-ci des caractères tout à fait primitifs ; l'absence de sinus hépatique en est un, puisqu'elle s'observe chez les Cyclostomes, qui sont inférieurs aux Sélaciens, et l'on sait, du reste, que le groupe des Cyclospondyles, auquel appartiennent les Spinacidés, possède, d'une manière générale, une organisation inférieure à celle des autres Sélaciens. Parmi les Spinacidés, certains, comme l'*Acanthias*, se sont adaptés à la vie de surface et conservent, dans cet habitat, un système sus-hépatique analogue à celui des Spinacidés des grands fonds, ce qui n'a rien que de très naturel, puisque ce système n'est pas influencé par les conditions actuelles d'habitat, mais seulement par des faits embryologiques, évolutifs.

En résumé, l'appareil sus-hépatique des Sélaciens présente

trois types qui sont, en allant du type primitif à celui qui a le plus évolué : 1° le type simple, sans plexus ni sinus (Spinacidés); 2° le type à plexus (Lamna, et probablement beaucoup de types anciens à plexus plus ou moins semblables) ; 3° le type à sinus (réalisé chez la plupart des Sélaciens actuels).

E. — Système dit chylifère superficiel.

Dans le repli mésentérique qui réunit l'œsophage et la portion initiale de l'estomac à la paroi dorsale de la cavité abdominale, chez les Squales, se trouve un sinus qui passe le plus souvent inaperçu lorsqu'on ouvre l'animal ou lorsqu'on l'injecte d'après les procédés classiques. Ce réservoir, de même que les vaisseaux qui y aboutissent, est en effet généralement vide. Néanmoins, dans quelques cas, je l'ai trouvé plein de sang, et j'ai pu, en recourant aux procédés dits d'injection naturelle, le conserver en cet état et suivre facilement ses ramifications. C'est ce sinus qui a été assimilé par Fohmann à la citerne de Pecquet ou au canal thoracique, car il le voyait être l'aboutissant de ce qu'il considérait comme les chylifères. En effet, parmi les veines intestinales regardées par Meckel comme formant un réseau lymphatique superficiel, celles qui ne font pas partie du système porte hépatique se groupent, pour la plupart, en rameaux qui aboutissent finalement à ce sinus stomacal, soit en suivant l'intestin, soit par l'intermédiaire du mésentère.

Chez les Rajidés, qui offrent à ce point de vue une différenciation beaucoup plus grande que les Squales, ce sinus est plus facile à mettre en évidence ; en l'injectant, on arrive à remplir une foule de vaisseaux dont beaucoup sont manifestement veineux. On détermine aussi l'apparition, autour de certains trajets artérioso-veineux (1), d'un espace

(1) Ceci a lieu, par exemple, autour de l'artère et de la veine qui, sur la figure 9, descendent le long du tube pylorique, auquel elles sont attachées par un court repli mésentérique.

considéré comme lymphatique, et qui est réalisé par l'écartement, au niveau de ces trajets vasculaires, des deux lames du mésentère qui les enveloppe. Sur la nature exacte de ces espaces, je ne puis me prononcer; ils n'ont dans tous les cas rien de commun avec un appareil *chylifère*, au sens où l'on a l'habitude d'employer cette expression. Le sinus stomacal, dont je viens de parler, a été notamment figuré par Robin [6] dans son travail sur les Torpilles; il y fait aboutir le système péri-intestinal compliqué qu'il regarde comme lymphatique (je discuterai plus loin les motifs pour lesquels il le regarde comme tel).

L'*Acanthias vulgaris* m'a paru se prêter tout particulièrement à l'étude des connexions de ce système. Les rapports qu'il y contracte avec l'appareil génital sont, en effet, de nature à éclairer sur sa véritable signification.

Chez l'*Acanthias vulgaris*, comme chez tous les Squales, les testicules sont pairs, symétriques. Ils sont placés tout en haut de la cavité viscérale, au niveau du cardia. Contrairement à ce qui se passe chez d'autres Sélaciens, les ovaires sont également pairs, et occupent une situation analogue à celle que je viens d'attribuer aux testicules. A l'époque de la reproduction, ils forment deux masses bourrées d'ovules à divers états de développement, et dont la symétrie, par rapport au tube digestif, est des plus apparentes. En saisissant, pour étudier la vascularisation, l'époque de l'activité sexuelle, on voit les glandes génitales être le siège d'un afflux considérable de sang; si alors on plonge des sujets à cet état dans des réactifs propres à coaguler le sang *in situ*, on obtient des injections naturelles, moins faciles à disséquer que les injections artificielles colorées, mais qui, comparées à celles-ci, servent de point de repère à peu près infaillible et les contrôlent efficacement. Pour pratiquer une injection artificielle du système où se produit cet afflux de sang, le meilleur moyen est d'employer une canule perforante comme celles des seringues à sérum; on introduit cette canule dans l'un des sinus que je décris ci-dessous, ou dans

l'une de leurs ramifications, et l'on peut alors injecter très

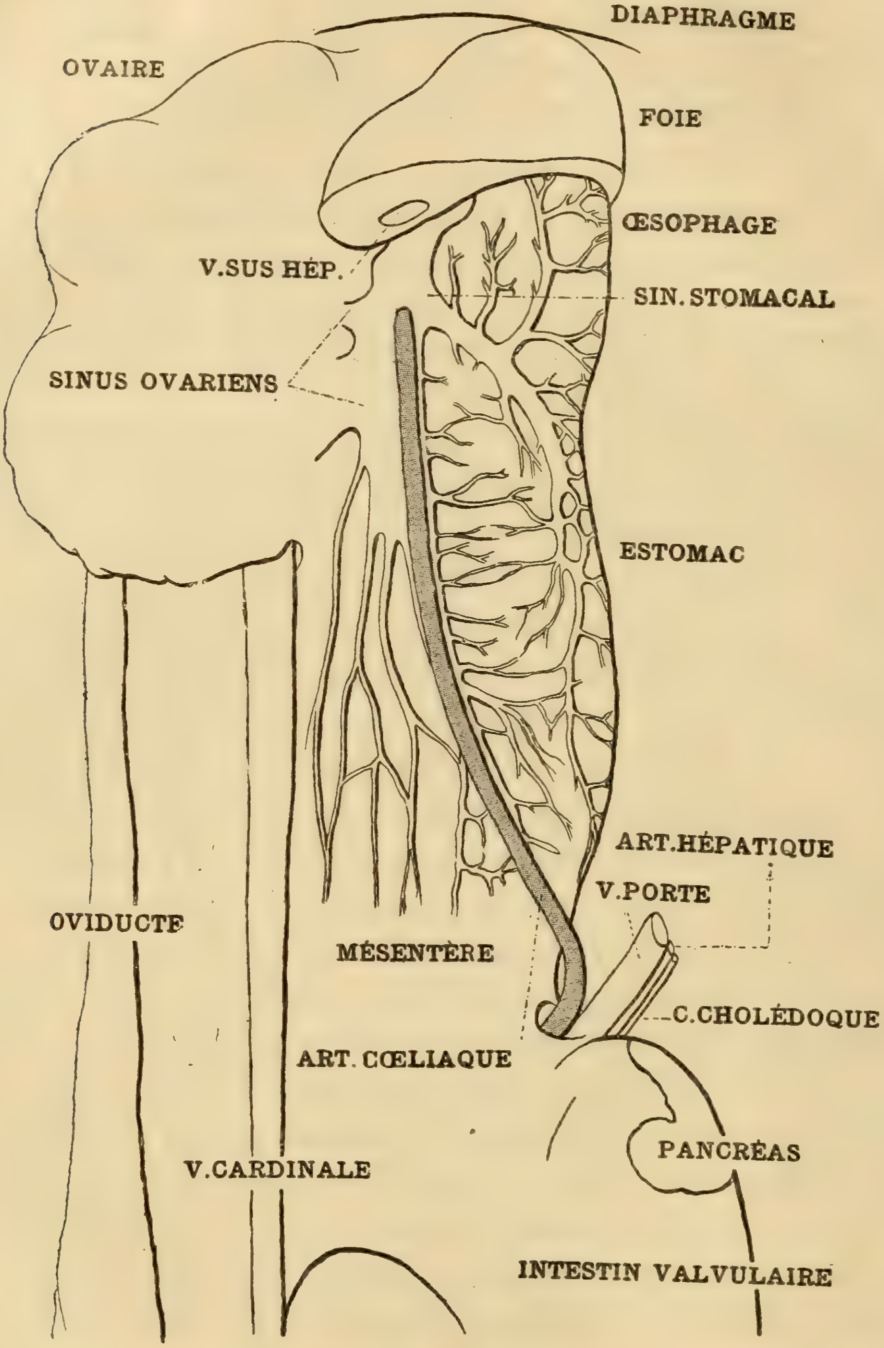


Fig. 18. — *Acanthias vulgaris.* Partie antérieure du tube digestif et régions adjacentes, avec le sinus stomacal et l'amorce des sinus ovariens. L'estomac et l'œsophage sont couverts du réseau pseudo-chylifère, dont quelques-unes des ramifications mésentériques ont été représentées.

facilement le système dit chylifère, en même temps qu'un système sanguin génital. En soutenant l'injection, et si elle

est assez pénétrante, on injecte quelques ramifications du système porte-hépatique, au moins en partie, et aussi, par l'intermédiaire des sinus cardinaux, le système veineux rachidien. Les masses aqueuses au bleu de Berlin, préconisées par P. Mayer, sont excellentes pour ces recherches.

En employant ces divers procédés, on voit, chez l'*Acanthias*, que la partie supérieure, dorsale, de l'œsophage et du cardia, est recouverte par un riche réseau vasculaire qui aboutit à trois sinus, confluents eux-mêmes en un autre plus vaste, commun à l'œsophage et aux ovaires. Le mésentère gastrique dorsal est en effet occupé par un sinus qui se ramifie latéralement sur les ovaires, pourvus eux-mêmes de vastes sinus ovariens qui communiquent largement avec le précédent ; sur la partie dorsale de l'estomac, et sur le mésentère adjacent, celui-ci envoie des ramifications abondantes, s'anastomosant avec les capillaires des racines stomacales de la veine porte. Dans sa partie antérieure, ce sinus reçoit des branches importantes, symétriques, courant sur les faces latérales de l'œsophage et du cardia, et s'y résolvant en ramuscules anastomosés avec ceux du grand sinus dorsal. On peut donc, pour faciliter la description, dire qu'il y a ici trois sinus : un dorsal, le plus important, et deux latéraux, émettant tous trois des ramifications anastomosées et se réunissant par leur partie antérieure, où ils reçoivent le sang des sinus ovariens.

Dans cette même partie antérieure, ce système débouche dans les sinus cardinaux, moitié à droite, moitié à gauche, par de petits orifices dont les bords sont repliés, de manière à faire fonction de valvules, en permettant le cours du sang *vers* les sinus cardinaux, et en s'opposant au retour en sens contraire (1). C'est, du reste, ce processus valvulaire qui se rencontre au confluent des principaux troncs veineux des Sélaciens, pour empêcher le retour du sang vers les régions périphériques.

(1) Ceci explique pourquoi, dans une injection générale faite par les vaisseaux rachidiens, le système en question ne s'injecte pas.

On comprend ainsi que l'on puisse, en injectant ce système avec une masse suffisamment pénétrante, arriver à remplir, non seulement les vaisseaux superficiels de l'estomac, mais encore les racines de la veine porte, et au moins une partie du système veineux rachidien. Par l'intermédiaire des fins vaisseaux mésentériques dont l'amorce est représentée sur la figure 18, on arrive à remplir tous les vaisseaux mésentériques et péritonéaux, et notamment ceux de la séreuse du tube digestif tout entier, et de ses annexes. C'est ainsi que l'on obtient des préparations qui rappellent nettement les figures données par divers auteurs, et sur lesquelles on voit le tube digestif entièrement recouvert d'un lacis vasculaire, généralement en forme de mailles. C'est là, par exemple, le réseau lymphatique superficiel de l'intestin, distingué par Meckel, en opposition avec le réseau profond, dont je pense avoir établi suffisamment la nature veineuse chez la Lamproie, où il est analogue à celui des Squales et des Raies.

Les injections au mercure embellissent encore l'aspect de ces préparations, en augmentant la largeur des vaisseaux, et en donnant malheureusement lieu à des extravasa qui augmentent artificiellement la richesse de ces plexus. La tendance du mercure à se réunir en globules donne même aux vaisseaux un aspect bosselé, analogue à celui que l'on observe sur les lymphatiques pourvus de valvules des Vertébrés supérieurs (1). Cet aspect a dû contribuer à faire entrer dans l'esprit des premiers observateurs l'idée qu'ils avaient affaire à des lymphatiques. Enfin, dans sa partie tout à fait antérieure, l'œsophage est généralement entouré d'un plexus artérioso-veineux qui est en rapport, à la fois avec le système que je viens de décrire, et avec les ramifications des vaisseaux issus du système porte et du tronc cœliaque, qui se trouvent dans cette partie du tube digestif.

Les autres Sélaciens présentent des dispositions fonda-

(1) Cette apparence noduleuse est normale dans la partie principale du sinus stomacal, au moins chez certaines espèces (*Acanthias*...).

mentalement identiques à celles-ci, et n'en différant que par quelques détails relatifs surtout à leurs connexions.

Ceci établi, pourquoi considérer ce système comme *chylifère* ? Cette question se pose surtout au sujet des travaux de Robin, qui a étudié la vascularisation des Sélaciens avec une compétence indéniable, et avec une impartialité dont il fit preuve en n'hésitant pas à revenir sur sa première opinion, qui lui faisait reconnaître comme lymphatique un système veineux superficiel. Déjà mis en éveil par cette dernière circonstance, Robin a-t-il pu ne pas reconnaître la véritable nature des vaisseaux dont je parle ? Il convient d'examiner les considérants sur lesquels il a pu se baser pour se maintenir définitivement et exclusivement un système lymphatique profond, et en particulier un système *chylifère*.

Un premier fait a contribué à lui faire considérer comme tel ce dernier système : c'est la constatation qu'il y fit, au moins dans certaines circonstances, de la présence d'un liquide qu'il regarde comme étant de la lymphe. D'autre part, l'emploi d'injections mercurielles, par suite des accidents qui en sont inséparables, lui faisait considérer ce système comme plus étendu qu'il ne l'est en réalité, et communiquant avec les lacunes de la sous-muqueuse intestinale et valvulaire ; il était naturel de considérer ces lacunes (et par suite ce qui paraissait être leurs aboutissants), comme lymphatiques, à cette époque où leurs relations avec le système des vaisseaux intra-intestinaux n'étaient pas connues, et où l'on n'avait même, sur ce dernier système, que quelques rares observations, extrêmement incomplètes, tendant à le faire considérer comme aberrant.

En ce qui concerne le contenu des vaisseaux en question, nous pouvons juger actuellement avec des éléments d'information que Robin possédait incomplètement, et que l'on doit surtout à P. Mayer [**2**]. On sait maintenant que ce contenu est éminemment variable dans un grand nombre de vaisseaux, chez les Sélaciens, et ne saurait constituer

un critérium satisfaisant; tantôt il est nettement composé de sang, tantôt il est réduit à l'état de ce que P. Mayer appelle un *sang dilué* (1), et enfin, dans certains cas, ce dernier auteur a même vu les veines superficielles (2) de l'un des côtés charrier du sang rouge, tandis que celles de l'autre côté renfermaient un liquide pâle (3). Dans le système pseudo-chylifère, surtout près de son débouché dans les sinus de Monro, j'ai vu moi-même parfois une grande quantité de *sang*, par exemple chez l'*Acanthias* ♀ à l'état d'activité sexuelle, où le sinus stomacal reçoit même le sang des sinus veineux ovariens, ce qui achève de rendre évident son caractère de cavité *sanguine*. En d'autres termes, et en résumé, on peut dire qu'un grand nombre de vaisseaux superficiels ou profonds, chez les Sélaciens, renferment un sang dont la teneur relative en globules rouges varie au point de provoquer des différences de coloration considérables, allant du rouge au blanc. Si ce fait n'existait que pour les vaisseaux profonds, en rapport avec l'intestin, on pourrait être porté à leur attribuer, ou plutôt à leur conserver, le rôle de *chylifères* qui leur a été assigné, car on pourrait voir dans ce changement de coloration le résultat d'un afflux de chyle provenant du chyme intestinal; mais cette cause ne saurait être invoquée pour expliquer l'effet identique qui se produit dans les veines superficielles.

Il me paraît plus conforme aux faits, et aux données anatomiques, d'attribuer aux lacunes *veineuses* qui dépendent des veines intestinales le rôle que l'on attribue, dans les phénomènes d'absorption, aux *chylifères* des Vertébrés supérieurs; leur disposition parle nettement dans ce sens; c'est là du reste une notion que l'histologie va confirmer.

(1) « *Sie sind aber dabei prall mit einer Flüssigkeit gefüllt, die ich zunächst nür als verdünntes Blut bezeichnen will.* » (*Loc. cit.*, p. 366.) Ce passage a trait aux veines superficielles du corps, dont le contenu est variable comme celui des pseudo-chylifères; c'est du reste ce qui les a fait considérer pendant longtemps comme étant lymphatiques.

(2) Unanimement reconnues aujourd'hui comme sanguines.

(3) Le travail de P. Mayer [2] renferme un très grand nombre de détails variés sur ce sujet.

De véritables chylifères n'existent donc pas ici ; nous voyons en revanche ce qui les remplace. Et quant aux variations que l'on observe dans le contenu de certains vaisseaux superficiels ou profonds des Sélaciens, est-il étonnant de constater des faits de ce genre chez des êtres aussi différents des Vertébrés supérieurs, et chez lesquels les recherches de Schœnlein et Willem paraissent même montrer que le cours du sang n'a rien de bien nettement défini, au moins dans certains vaisseaux ?

II. — HISTOLOGIE

L'étude histologique des principaux troncs artériels et veineux, mis au service de la vascularisation intestinale, présente d'intéressantes particularités. Je ne reviendrai pas sur la question des sphincters vasculaires, au sujet desquels je ne saurais que répéter ce que dit P. Mayer ; je ne leur ai pas reconnu l'abondance et la généralité que leur attribue Sappey. Je m'attacherai en revanche à étudier la vascularisation de l'intestin valvulaire, qui présente un intérêt tout spécial, et suggère d'intéressantes comparaisons avec ce qui se passe chez les Cyclostomes.

Nous savons que l'intestin valvulaire est desservi, au maximum de complication, par trois systèmes principaux de vaisseaux artériels et veineux : un système intra-intestinal, un système intestinal-dorsal, et un système intestinal-ventral ; ce dernier est le moins constant des trois, il peut manquer ou être très notablement réduit. En général, chacun de ces systèmes est formé d'une artère courant entre deux branches veineuses qui lui sont accolées.

Le système intestinal-dorsal, et le système ventral lorsqu'il existe, sont fondamentalement identiques, surtout au point de vue histologique. La figure 19 représente une coupe pratiquée dans la paroi de l'intestin valvulaire de l'*Acanthias vulgaris*, au niveau de la partie postérieure des vaisseaux dorso-intestinaux. On y voit l'artère cheminant

entre les deux branches de la veine; l'une de ces dernières a un diamètre beaucoup plus considérable que l'autre. Ces vaisseaux sont inclus dans l'épaisseur de la tunique musculaire elle-même de l'intestin, entre la couche externe à fibres longitudinales, et la couche interne, à fibres annulaires ou spiroïdes. Entre la couche longitudinale et les vaisseaux, par conséquent du côté externe de ceux-ci, se trouvent quelques prolongements de la couche transversale, sous forme de fibres irrégulières, parfois discontinues, qui

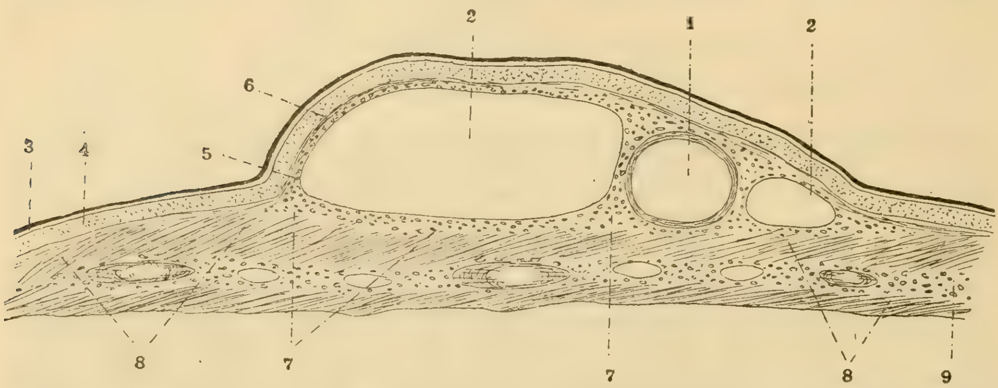


Fig. 19. — *Acanthias vulgaris.* Coupe dans la paroi de l'intestin valvulaire, intéressant les vaisseaux dorso-intestinaux. La muqueuse digestive n'est pas représentée. 1, artère intestinale-dorsale; 2, veine intestinale-dorsale ; 3, épithélium péritonéal ; 4, tunique musculaire longitudinale ; 5, tissu conjonctif; 6, fibres musculaires transversales ; 7, tissu conjonctif périvasculaire ; 8, fibres musculaires transversales ou spiroïdes; 9, couche de tissu à artérioles, veinules et lacunes veineuses.

forment un mince revêtement externe à l'ensemble des vaisseaux. Ces prolongements étant peu importants, on peut admettre que les vaisseaux courent entre les deux tuniques musculaires. Celles-ci s'écartent l'une de l'autre pour leur livrer passage, en ménageant ainsi un espace dont les cavités sont comblées par un tissu conjonctif à noyaux abondants. Ce tissu conjonctif forme ainsi des zones périvasculaires et intervasculaires, assez irrégulières.

Sur une coupe assez épaisse, on peut voir s'enfoncer dans les parois intestinales, de part et d'autre du paquet vasculaire, des artérioles et veinules qui prennent ici un caractère identique à celui de leurs homologues chez la Lamproie. Les artérioles sont à deux couches musculaires :

une couche longitudinale et une couche annulaire, tandis que l'artère intestinale (dorsale ou ventrale) n'en a qu'une seule. Celle-ci a des parois peu épaisses, formées d'une seule couche musculaire à fibres annulaires, longues, qui rappellent celles des capillaires des Mammifères, bien qu'ici ce soit une véritable artère. Elle est dépourvue de limitante interne; sa surface interne est tapissée d'un endothélium aplati, formant sur les coupes une couche régulièrement circulaire. Sa gaine conjonctive est bien développée, sauf en certains endroits où la paroi musculaire de l'artère paraît tangente à la couche musculaire transversale de l'intestin.

Les veines n'offrent ici rien de particulier; elles se présentent comme des cavités creusées dans le tissu conjonctif qui remplit le vide causé par l'écartement des deux tuniques musculaires de l'intestin; au niveau du trajet des vaisseaux, les éléments du tissu conjonctif s'orientent, s'alignent, autour de la cavité de la veine, d'une manière analogue à celle que j'ai décrite et figurée chez la Lamproie. Ce tissu conjonctif périvasculaire ou intervasculaire renferme des fibres élastiques dont certains prolongements vont se perdre dans les parois de l'artère et dans les éléments alignés autour des veines. Ces fibres élastiques des parois vasculaires ne leur sont donc pas propres, comme celle de l'artère intra-intestinale de la Lamproie; ce ne sont que des prolongements de fibres élastiques du tissu conjonctif ambiant.

Les vaisseaux dorso-intestinaux ou ventro-intestinaux émettent des branches qui cerclent assez régulièrement l'intestin. La figure III de la planche jointe à ce travail représente une section des parois intestinales faite au niveau de l'un de ces cercles chez une *Raja clavata*. Ceux-ci traçant la ligne d'insertion de la valvule, une partie de cette valvule est intéressée par la coupe. On remarque, tant dans la valvule que dans les parois intestinales, mais surtout dans la première, un tissu caverneux ou sous-muqueux analogue à

celui de la Lamproie. Ce tissu, caractérisé par ses lacunes, ne peut être bien étudié que sur des pièces assez finement injectées pour que ces lacunes soient remplies; elles pourraient sans cela passer inaperçues ou paraître moins abondantes et moins larges. Chez tous les Sélaciens, cette sous-muqueuse n'est pas également développée, mais elle paraît toujours exister. Dans l'exemple que j'ai choisi, il est très facile de la mettre en évidence.

Les vaisseaux sont ici bien plus profondément logés que dans l'exemple précédent, relatif aux vaisseaux dorso-intestinaux eux-mêmes, et non à leurs ramifications ; ils sont enfoncés dans la sous-muqueuse et, extérieurement, c'est-à-dire du côté de la tunique musculaire intestinale, une couche de tissu conjonctif émané de cette sous-muqueuse les sépare de la tunique musculaire. L'artère est encore pourvue d'une couche musculaire unique, à fibres transversales, doublée d'une épaisse couche conjonctive. Les veines et leurs ramifications (lacunes) ont également encore la valeur morphologique de cavités creusées dans le tissu conjonctif. Ces cavités sont tapissées d'un *endothélium* qui est leur élément essentiel, et autour duquel s'alignent circulairement les éléments conjonctifs. Les dernières ramifications veineuses sont des lacunes, moins régulières que les veines, mais toujours tapissées d'un endothélium que le nitrate d'argent met facilement en évidence. Sur une préparation traitée par la liqueur de Van Gieson, on voit le tissu conjonctif, coloré en rouge, s'aligner en un cercle épais, assez régulier, autour des veines, tandis que l'alignement est beaucoup moins régulier et beaucoup moins évident autour des lacunes. L'injection pénètre librement de celles-là dans celles-ci. Il est rare que sur une coupe, faite au hasard, on ne puisse se rendre compte de cette communication. *La nature veineuse des lacunes est indiscutable.*

Il reste à étudier les vaisseaux intra-intestinaux, qui intéressent tout particulièrement la valvule. Sur une coupe transversale de celle-ci (Pl., fig. IV), on voit tout d'abord une

couche extérieure (c'est la muqueuse proprement dite) tapissant une couche interne, qui est la sous-muqueuse. Les tuniques musculaires ne prennent aucune part à la formation de la valvule, fait connu depuis Cl. Perrault, et surtout depuis Leydig. Les seuls éléments musculaires que l'on y rencontre, sont ceux d'une *muscularis mucosæ*. Au bord marginal de la valvule, dans la sous-muqueuse, se trouvent les vaisseaux intra-intestinaux, prolongements directs de ceux que j'ai figurés ci-dessus chez divers Sélaciens, et dont l'existence est générale chez les Plagiostomes.

Ici encore nous voyons une artère accompagnée de deux veines satellites. Tout autour de ces vaisseaux, comme dans toute la sous-muqueuse, sont creusées des cavités ou lacunes veineuses, tapissées d'un endothélium qui m'a paru avoir les caractères spéciaux que j'ai décrits dans l'endothélium de la veine intra-intestinale de la Lamproie (p. 52) et que je figure chez une *Raja mosaica*.

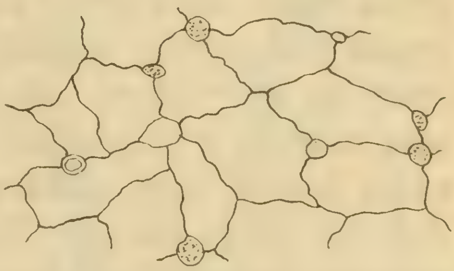


Fig. 20. — *Raja mosaica*. Endothélium de la veine intra-intestinale.

L'artère présente un endothélium aplati, doublé d'une couche musculaire à fibres annulaires et d'une adventice conjonctive. Entre celle-ci et la tunique musculaire, se trouve une couche continue de fibres élastiques, entremêlées de tissu conjonctif. On remarque encore une *intima* élastique très nette, plissée sur les coupes.

Autour de la veine intra-intestinale on peut distinguer, sur certaines coupes, les couches suivantes, en partant de l'endothélium : 1° tissu conjonctif aligné, avec quelques fibres musculaires ; 2° tissu conjonctif avec fibres musculaires prédominantes ; 3° couche établissant un passage insensible avec le tissu ambiant. L'orcéine met en évidence des fibres élastiques entre ces éléments musculaires. D'autres préparations ne m'ont pas présenté ces derniers éléments. S'agit-il dans le premier cas de coupes intéressant des

sphincters? Des coupes longitudinales ne m'ont pas permis de mettre ceux-ci nettement en évidence.

Toutes ces particularités se retrouvent chez les autres Sélaciens, mais avec quelques variantes. Généralement, chez les Squales, la sous-muqueuse est moins développée que chez les Raies. Cette sorte de tissu caverneux réalisé par la sous-muqueuse y est moins abondante.

Si l'on examine, par exemple, chez un *Galeus canis* les régions que je viens de décrire chez la Raie, on leur trouve une disposition fondamentalement identique. Les veines et les lacunes sont identiques à celles de la Raie. L'artère intra-intestinale m'y a présenté une disposition que j'ai retrouvée parfois ailleurs (*Chimera monstrosa*, par exemple). Sa tunique musculaire est tapissée d'une *intima* élastique, formant de petits replis, mais dont l'ensemble est circulaire et concentrique à la couche musculaire. Du côté de la lumière du vaisseau, cette *intima* est doublée d'une couche de fibres conjonctives, avec quelques fibres musculaires formant une assise dont le bord interne, tapissé par l'endothélium artériel, est plissé comme l'*intima* elle-même, mais dont les plis ont une amplitude beaucoup plus grande. Cette disposition évoque l'idée d'une rétraction, ayant seulement intéressé une couche, interne par rapport à l'*intima*, ou ayant plissé cette couche et l'*intima* d'une manière en quelque sorte discordante. Cette disposition n'est pas très rare, mais elle est loin d'être constante ; peut-être est-elle pathologique.

Une autre disposition, beaucoup plus intéressante, m'a été présentée par les troncs artériels qui traversent la cavité abdominale pour se rendre à l'intestin. Leur paroi est creusée de *vasa vasorum* exceptionnellement abondants, et entremêlés de faisceaux musculaires d'un aspect tout particulier. Leydig, qui a cru reconnaître, autour de certains trajets vasculaires, une gaine lymphatique, paraît avoir fait rentrer dans ce cas la disposition dont je parle.

Soit, par exemple, une coupe pratiquée dans le tronc

cœliaque de l'*Acanthias vulgaris*. Si cette coupe a été faite sur l'artère non injectée, fixée à l'état naturel (et par conséquent rétractée), on observe une paroi musculaire extrêmement épaisse, dont la texture, surtout au premier abord, paraît assez difficilement compréhensible. Mais si, au contraire, on pratique une coupe dans le tronc cœliaque d'un sujet finement et complètement injecté, on voit apparaître des particularités qui font comprendre cette texture.

Ce sont ces particularités que la figure 21 met en évidence.

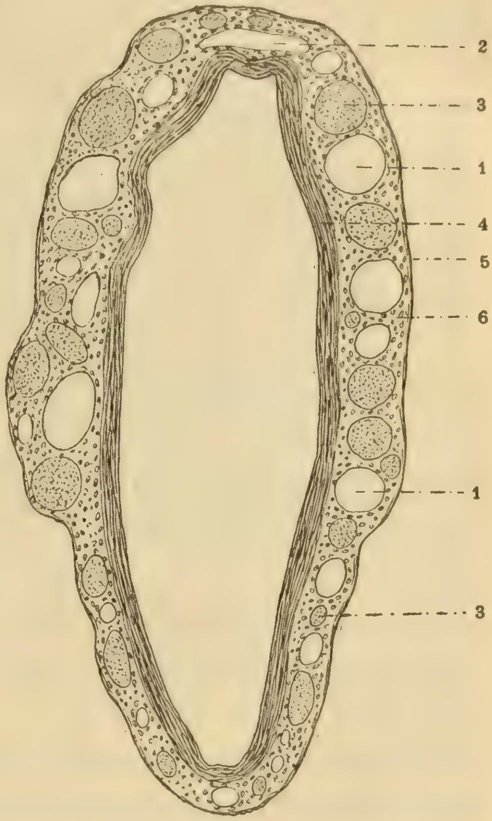


Fig. 21. — *Acanthias vulgaris*. Coupe du tronc cœliaque. 1-1, *vasa vasorum*; 2, *vasa vasorum* coupé en biais; 3-3, faisceaux musculaires; 4, tunique musculaire de l'artère; 5, épithélium péritonéal; 6, tissu conjonctif.

L'injection de la cavité du vaisseau a empêché la rétraction complète de sa paroi, qui se trouve développée. Celle-ci est composée, de l'intérieur à l'extérieur : 1° de l'endothélium artériel normal; 2° d'une tunique musculaire à fibres annulaires; 3° d'une couche conjonctive à fibres élastiques; 4° d'une couche à *vasa*, très particulière, sur laquelle je reviendrai en détail; 5° de fibres musculaires mal ordonnancées; 6° d'une couche conjonctive; 7° de l'épithélium péritonéal. Il ne paraît pas y avoir de limitante interne.

Le tissu à *vasa* est sillonné par de nombreuses petites veinules, entre lesquelles sont inclus des paquets musculaires à fibres longitudinales serpentiformes, très individualisés. Les *vasa* ont une enveloppe conjonctive, d'autant

plus développée qu'ils sont plus gros ; ce tissu conjonctif existe également entre les faisceaux musculaires ; il est entremêlé de fibres élastiques. Des coupes transversales et longitudinales, et l'observation de la paroi vasculaire étalée, sont nécessaires pour se rendre un compte exact des rapports réciproques et de la forme de chacune de ces parties.

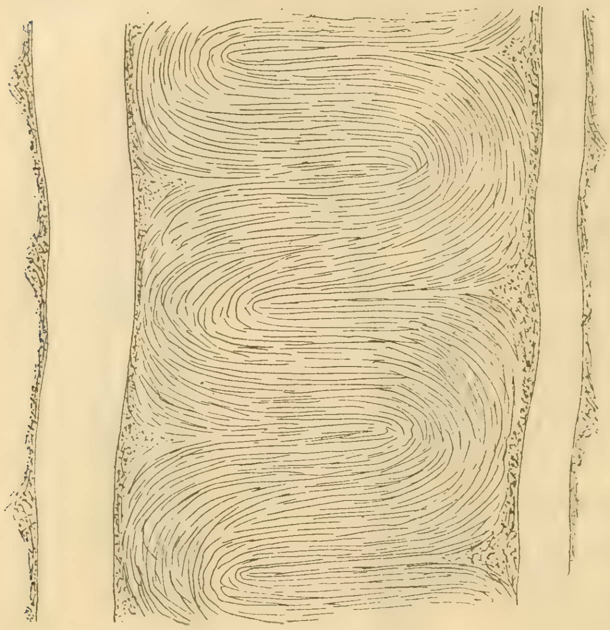


Fig. 22. — *Acanthias vulgaris.* Tronc cœliaque. Portion de paroi, étalée, montrant un faisceau musculaire à fibres serpentiformes, entre deux *vasa* endigués dans du tissu conjonctif.

La figure 22 représente une région de cette paroi étalée ; on y voit l'un des faisceaux musculaires, à fibres serpentiformes, dont je viens de parler ; à droite et à gauche de ce faisceau sont des *vasa* endigués dans le tissu conjonctif.

De toute cette structure, deux faits surtout sont à retenir : d'abord l'abondance des *vasa*, et ensuite la disposition très spéciale des fibres musculaires du tissu à *vasa*.

Le tronc de l'artère intestinale-dorsale de l'*Acanthias*, figuré plus haut (fig. 7), est également pourvu d'un tissu à *vasa*, et l'origine de ceux-ci aux dépens de la veine intestinale-dorsale y est très évidente. Cette disposition paraît assez générale.

Elle peut contribuer à faire comprendre la formation des gaines beaucoup plus vastes qui entourent certains trajets vasculaires, comme ceux que j'ai figurés chez la Raie (fig. 9) le long de l'estomac et du tube pylorique, car si les faisceaux musculaires de la figure 21 venaient à disparaître ou à se réduire en donnant lieu à une confluence

des *vasa*, on aurait une disposition semblable à celle de ces gaines. Néanmoins, je me garderai d'établir aucune assimilation fonctionnelle entre celles-ci et le tissu à *vasa*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES RELATIVES AUX SÉLACIENS.

En résumé, comme pour les Cyclostomes, je dirai que la vascularisation profonde, intime, du tube digestif, et en particulier de l'intestin valvulaire, est assurée par deux ordres de vaisseaux : artères et veines ; rien n'autorisant à dire qu'il y ait ici un système *chylifère* indépendant, et tout faisant admettre au contraire que les seules voies absorbantes mises en évidence par l'anatomie sont purement veineuses.

Enfin les profondeurs différentes auxquelles vivent les Sélaciens n'influencent pas leur système vasculaire intestinal, et les variations de leur appareil sus-hépatique ne sont en rapport qu'avec des faits évolutifs. Dans l'appréciation de ces faits évolutifs, on se heurte à la discontinuité que présentent les formes actuellement vivantes. Certains chaînons manquent entre les formes extrêmes, réalisées, d'une part, chez les espèces à sinus hépatique bien développé, et, d'autre part, chez celles qui sont totalement dépourvues de ce sinus; mais, en se basant à la fois sur l'observation des espèces actuelles et sur l'étude des processus par lesquels se forment les sinus, on arrive à reconstituer la chaîne qui réunit ces formes extrêmes.

En comparant l'*unité* que présentent ici les voies absorbantes, à la *dualité* réalisée par les veines et les chylifères des Vertébrés supérieurs, on ne saurait s'empêcher de songer à la Loi de la division du travail, et de trouver ainsi une nouvelle application du célèbre principe de Henri Milne-Edwards. En effet, d'après cette Loi, il est permis de s'attendre à trouver, chez des Vertébrés aussi primitifs que le sont les Cyclostomes, des dispositions simples dont la complication progressive, en rapport avec la division du

travail physiologique qui apparaît peu à peu, doit conduire graduellement aux dispositions compliquées des Vertébrés supérieurs. Ce n'est que l'étude de ces dispositions simples que je me suis efforcé de faire dans ce modeste travail.

Chez les Cyclostomes, nous les trouvons réduites à un plan en quelque sorte schématique : les veines qui ramènent dans la circulation générale les matériaux usés ayant servi à la nutrition de l'intestin, y amènent aussi les éléments nutritifs élaborés par les ferments digestifs, et la disposition de ces veines est des plus simples. Un seul appareil organique sert ainsi à deux fins; sa structure est en rapport avec ce double effet (1).

Chez les Sélaciens, le rôle de l'appareil veineux intestinal reste le même que chez les Cyclostomes, mais le groupement des veines y subit une complication en rapport avec celle du tube digestif lui-même.

Enfin, chez les Vertébrés supérieurs, on sait que l'extrême complication du tube intestinal s'accompagne d'une complication équivalente de l'appareil absorbant; les veines y conservent *pro parte* un rôle d'absorption, mais un système chylifère apparaît et s'adapte spécialement à ce rôle. Une différenciation morphologique entre les veines et les chylifères est nettement ici en rapport avec une division du travail physiologique de l'absorption. Je n'ai pas abordé l'étude de cette différenciation, et les présentes recherches s'efforcent seulement d'éclairer l'entrée du long chemin que l'Anatomie et l'Histologie comparées offrent à parcourir dans ce sens. Je m'estimerais heureux si j'avais pu réussir à marquer, dans cette voie, une étape, si courte qu'elle puisse être.

(1) Tissu vacuolaire de la sous-muqueuse.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Les ouvrages dont l'indication est suivie d'un astérisque (*) sont ceux qui n'ont pas été consultés dans le texte même. Parmi les travaux cités, certains ne se rapportent pas directement au sujet, mais sont de nature à éclairer diverses questions soulevées au cours de ces recherches.

L. AGASSIZ et C. VOGT, *Anatomie des Salmonés*. Mém. Soc. Sc. nat. Neuchâtel, t. III, 1845.

S. ALFEROW, *Nouveaux procédés pour les imprégnations à l'argent*. Arch. de Phys., 1874.

B. ANGER, *Les chylifères. Notice sur les préparations présentées*. Paris, 1878.

J. ARNOLD [1], *Ueber die Beziehung der Blut und Lymphgefasse zu den Saftkanælchen*. Virchow's Archiv, 1874, t. LXII *.

— [2], *Ueber des Verhalten der Wandungen der Blutgefasse bei der Emigration weisser Blutkorper*. Virchow's Archiv, 1875 *.

— [3], *Ueber diapedesis*. Virchow's Archiv, vol. LXVIII *.

G. ASELLIUS, *De lactibus, seu lacteis venis, quarto vasorum mesaraicorum genere novo invento*. Basilæ, 1628.

BAER, *Bau und Physiologie der Fische*. Leipzig, 1787 *.

BALFOUR, *A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes*. London, 1878. — Works of Francis Maitland Balfour, 4 vol. Mem. édit., edited by M. Foster and Adam Sedgwick. London, 1885.

TH. BARTHOLIN [1], *Vasa lymphatica nuper Hafniæ in Animalibus inventa*. Bibliothèque anatomique de Manget, t. II *.

— [2], *Opuscula nova anatomia de lacteis thoracicis et lymphaticis vasis*. Francofurti, 1660.

— [3], *Historiarum anatomicarum rariorum*, 3 vol., 1661, suivi de *Mantissa anatomica ad Th. Bartholinum Johanni Rhodii Hafniæ*.

AD. BARTH, *De rete mirabilibus*. Dissert. inaug. Berlin, 1837.

S. BASCH [1], *Das Zotten parenchym und die ersten Chyluswege*. Wien. Sitzungsber. math. naturw. Kl., Bd LI, 1865 *.

— [2], *Die ersten Chyluswege und die Fettresorption*. Wien. Sitzungsber. math. naturw. Kl., Bd LXII, 1870 *.

— [3], *Bemerkungen über die « Beitrage zur Fettresorption und histologischen structur der Dunndarmzotten » von prof. Ludwig v. Thanhoffer*. Pflüger's Archiv für Physiol., Bd IX, 1874.

BENJAMINS, *Geschiedenis van de Histologie der villi intestinales*. Academisch. Proefschrift, 1875 *.

O. BENOIT, *Contribution à l'étude de la muqueuse intestinale. Remarques sur les villosités*. Paris, 1891.

Bergmann und Leuchart, *Vergleichende Anatomie und Physiologie.* Stuttgart, 1852.

A. Berladsky, *Étude histologique sur la structure des artères.* Paris, 1878.

De Blainville [1], *Mémoire sur le Squale Pèlerin.* Ann. du Mus. d'Hist. nat. de Paris, t. XVIII, 1811.

— [2], *De l'organisation des animaux.* Paris, 1822.

R. Blanchard [1], *Recherches sur la structure et le développement de la glande superanale (digitiforme) des Poissons cartilagineux.* Journ. Anat. et Physiol., t. XIV, 1878.

— [2], *Sur les fonctions de la glande digitiforme ou superanale des Plagiostomes.* C. R. Acad. des Sc. de Paris, t. XCV, 1882, et Bull. Soc. Zool. France, t. VII, 1882.

E.-V. Boas, *Nombreux mémoires sur le système vasculaire des Poissons, des Dipnoïques et des Amphibiens.* In Morphol. Jahrbuch [1], t. VI, 1880 ; [2], t. VII, 1881 ; [3], t. VIII, 1882.

Born, *Sur la Lamproie.* Ann. Sc. nat. Zool., t. XIII, 1828.

A. Brachet, *Sur le développement du foie et sur le pancréas de l'Ammocète.* Anat. anz., 1897.

Em. Brand, *Die chylusresorption in der Dünndarmschleimhaut.* Biolog. Centralbl., Bd IV, 1884.

Brandes, *Spiraldarm von Lamna cornubica.* Zeitschr. f. naturwisch., Bd LXVI, 1893.

W. Brinton, *Stomach and intestine.* Todd's Cyclop., vol. V, t. supp. London, 1859.

T. Brucke, *Ueber die Chylusgefasse und die Resorption der Chylus.* Denkschriften d. Wien. Akad. d. Wiss. math. naturw. Kl., Bd VI, 1854.

C. de Bruyne [1], *De la présence de tissu réticulé dans la tunique musculaire de l'intestin.* Travail du Laboratoire d'Histologie normale de Gand (C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXIII, 1891).

— [2], *De la phagocytose et de l'absorption de la graisse dans l'intestin.* Ann. Soc. de méd. de Gand, vol. LXX, 1891.

Cadiat, *Étude sur les lymphatiques de l'intestin.* Gaz. méd. Paris, 1880.

Cajetan, *Ein Beitrag zür Lehre von der anatomie und physiologisch der Tractus intestinalis d. Fische.* Inaug. dissert. Bonn, 1883.

Carus, *Traité d'anatomie comparée,* traduction Jourdan. Paris, 1835.

Carus et Otto, *Tabulæ anatomian comparatam illustrantes.* Leipzig, 1828-53.

G. Cattaneo [1], *Struttura e sviluppo dell' intestino dei pesci. Communicazione preventiva.* Boll. scientifico. Pavie, 1886 *.

— [2], *Istologia e svilluppo del tubo digerente dei Pesci.* Atti della Soc. ital. d. Sc. nat. Milano, t. XXIX, 1886.

Chaput, *Anatomie des villosités intestinales.* Bull. Soc. anatom. Paris, t. V, 5e série, 1891.

J. Chatin, *Organes de nutrition et de reproduction chez les Vertébrés.* Paris, 1894.

A. Claypole, *The enteron of the Cayuga Lake Lemprey.* Proc. of the American microsc. Soc., vol. XVI, 1896 *.

J.-E. Claypole, *The comparative histology of the digestive Tract.* Trans Amer. microsc. Soc., vol. XIX, 1898.

Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée.* Paris, 1835.

Cuvier et Valenciennes, *Histoire naturelle des Poissons.* Paris, 1828.

Czaplinski, Stanislaus und Alex. Rosner, *Ueber die Wege, auf welchen Fette und Seifen aus den Darmen in die allgemeine cirkulation gelangen.* Krakau,

1888. Denkschriften der Math. naturw. Kl. d. Krakauer Akad. der Wiss., Bd XVI *.

M. Davidoff [1], *Ueber das Epithel des Darmes und seine Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden gewebe.* Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in Munchen, Bd. II, 1886.

— [2], *Untersuchungen ueber die Beziehung des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe.* Archiv f. mikroskop. Anat., Bd XXIX, 1887.

Fr. Decker, *Zur Physiol. des Fischdarmes.* Fetschr. f. A. v. Kölliker zur feier seines 70 Geburstages. Leipzig, 1887.

P. Defors, *Étude anatomo-physiologique sur les vaisseaux sanguins de l'intestin grêle.* Paris, 1874.

B. Dezsö, *A rovarok vérkeringési rendszere és vérkeringésirol koloszvari or vostermészettud érsesito*, 1877 *.

J. Dollinger, *De vasis sanguiferis quæ villis intestinorum tenuium hominis brutorumque insunt.* Heusing Teitsch., Bd II, 1828. Monachii *.

Donders, *Uber die Aufsangung von Fett in dem Darmkanal.* Moleschotts Untersuchungen zur naturlehre des Menschen und der Thiere, Bd II, 1857 *.

Duméril, *Histoire naturelle des Poissons.* Paris, 1865.

Duvernoy, *Sur quelques particularités du système sanguin abdominal et du canal alimentaire de plusieurs Poissons cartilagineux* (1833). Ann. Sc. nat. Zool., vol. III, 1835.

L. Edinger, *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes, nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drusen des Darmrohres.* Archiv f. mikrosk. Anat.. Bd XIII, 1877.

T. Eimer [1], *Zur Fettresorption und für Entstehung der Schleim-und Eiterkorperchen.* Archiv f. Pathól. Anat. und Physiol., Bd XXXVIII, 1866 *.

— [2], *Die Wege des Fetts in der Darmschleimhaut bei seiner Resorption.* Arch. f. Pathol. Anat. und Physiol.. Bd XLVII, 1869 *.

Ent, *Mantissa anatomica ad piscium cartilag. planor. classem spectans.* Gualt. Charleton. Exercitationes. Oxford, 1677.

L.-C. Erdmann, *Beobachtungen über die Resorptionswege in der Schleimhaut der Dunndarms.* Inaug. dissert. Dorpat. 1867.

Fr. Ernst, *Uber die Arnordnung der Blutgefasse in den Darmhauten.* Inaug. dissert. Zurich, 1851 *.

D.-F. Eschricht, *Ueber die Wundernetze am Darmkanal des Squalus vulpes* L. Abhandl. d. Berlin. Akad. d. Wissensch., 1835.

Eschricht et Muller, *Ueber die arteriosen und venosen Wundernetze an der Leber und einen merkwurdigen Bau dieses organes beim Thunfische.* Abhandl. d. Berlin. Akad. de Wissensch., 1835. Voy. aussi le supplément publié par Müller, même recueil, même année.

W. Eysoldt, *Ein Beitrag zur Frage der Fettresorption.* Inaug. dissert. Kiel, 1885 *.

M. Flesch, *Ueber Beziehungen zuwischen Lymphfollikeln und sezernierenden Drüsen im Œsophagus.* Anat. anz., 1888.

V. Fohmann [1], *Anatomische untersuchungen ueber die Verbindung der Saugadern mit den Venen. Mit einer vorrede von Fr. Tiedemann.* Heidelberg, 1821.

— [2], *Das Saugadersystem der Wirbelthiere.* Heidelberg, 1827.

— [3], *Mémoires sur les communications des vaisseaux lymphatiques avec les veines, et sur les vaisseaux absorbants du placenta et du cordon ombilical.* Liége, 1833.

V. Fohmann [4], *Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques de la peau, des membranes muqueuses, séreuses, des tissus nerveux et musculaire.* Liége, 1833.

A. Fortunatow, *Ueber die Fettresorption und histologische strukturder Dunndarmzotten.* Archiv f. Gesammte Physiol., Bd XIV, 1877.

H. Frey, *Ueber die Chylusgefasse der Dunndarmschleimhaut.* Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd XIII, 1863.

E. Fries, *Ueber die Fettresorption und die Entstehung der Becherzellen.* Archiv Pathol. Anat. und Physiol., Bd XL, 1867 *.

Funke, *Beitrage zur Physiol. der Verdauung.* I. *Die Resorptionswege des Fettes.* Zeitschr. f. Wissensch. Zool., Bd VI, 1855. — II. *Durchgang des Fettes durch das Darmepithel.* Zeitschr. f. Wissensch. Zool., Bd VII, 1856.

Gegenbaur [1], *Traité d'anatomie comparée* (trad. franç.). Paris, 1874.

— [2], *Bemerkungen ueber den Vorderdarm niederer Wirbelthiere.* Morphol. Jahrb., Bd IV, 1878.

Goode, Brown and Bean, *Oceanic Ichthology.* Washington, 1895.

Gruby et Delafond, *Résultats des recherches faites sur l'anatomie et les fonctions des villosités intestinales, l'absorption, la préparation et la composition organique du chyle dans les animaux.* C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XVI, 1843.

A. Gruenhagen [1], *Ueber Fettresorption und Darmepithel.* Archiv f. mikrosk. Anat., Bd XXIX, 1887.

— [2], *Ueber Fettresorption im Darme.* Anat. anz., 1887.

A. Gruenhagen und Krohn, *Ueber Fettresorption im Darm.* Pfluger's Archiv f. d. Gesammte Physiol., Bd XLIV, 1889.

N. Guillot, *Système veineux des Raies.* C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XXI, 1845.

Gumilewski, *Ueber Resorption in Dunndarm.* Pfluger's Archiv, Bd XXXIX, 1886.

Gunther, *Report of the voyage of « Challenger »*, 1880-89 (Fisches).

J.-G. Haase, *De vasis cutis et intestinorum absorbentibus.* Lipsiæ, 1768 *.

Haro, *Notice anatomique sur le Squale bleu.* Metz, 1839.

C. Hasse, *Naturl. system der Elasmobranchier.* Iena, 1885.

G. Haus, *Beitrage zur anatomie und Histologie des Darmkanales bei Anarrhichas lupus.* Internat. Monatschrift für Anat. und Physiol., Bd XIV, 1897.

R. Heidenhain, *Die Absorptionswege des Fettes.* Molleschotts Untersuch. zur Naturlehre, Bd IV, 1858, et Allg. mediz. Centralztg. Berlin, 1858*.

A. Heller, *Ueber die Blutgefasse des Dunndarmes.* Bericht d. math. physichen Kl. d. Konigl. sachs. Ges. d. Wissench., Bd XXIV, 1872 *.

J. Henle, *Symbolæ ad anatomiam villorum intestinalium inprimis eorum epithelii et vasorum lacteorum.* Commentatio academica. Berolini, 1837.

Hewson [1], *An account of the Lymphatic system... in Fish.* Philosoph. Trans. t. LIX, 1769.

— [2], *Experimental inquiries*, 2e part. *Descript. of the lymphatic system.* Works... London, 1774.

— [3], *Opus posthumum, sive rubrarum particularum, et fabricæ ususque glandularum lymphaticarum, thymi et lienis.* Descriptio iconibus illustrata - Anglice edidit magnus Falconar. Latine vertit et notas addidit Jacobus Thiensius van de Wynpersse. Lugduni Batavorum, 1785.

F. Hochstetter, *Beitrage zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische.* Morphol. Jahrb., t. XIII, 1888.

Hœnlein, *Descriptio systematis venæ portarum in homine et quibusdam brutis.* Francofurti, 1808 *.

HOFFMANN [1], *Zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Blutgefasse bei den selachiern.* Morphol. Jahrb., Bd XIX, 1893.
— [2], *Zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern.* Morphol. Jahrb., Bd XX, 1894.
HOLLANDER, *Quæstiones de corpusculorum solidorum e tractu intestinali in vasa sanguifera transitu.* Dissert. inaug. Dorpat, 1856. Virchow's Archiv f. pathol. Anat., Bd XI, 1857 *.
E. HOME [1], *Anat. account of the Squalus maximus.* Phil. Transact., 1809.
— [2], *Appendice au précédent travail.* Phil. Transact., 1813.
— [3], *Lectures on comparative anatomy.* London, 1814.
G.-S. HOPKINS, *The lymphatics and enteric Epithelium of Amia calva.* The Wilder quarter century book, 1893 *.
G.-B. HOWES, *On the intestinal canal of the Ichthyopsida, with especial reference to its arterial supply and the appendix digitiformis.* Journ. of the Linnean Society, Zoology, vol. XXIII, 1891, London.
HYRTL [1], *Système vasculaire des Poissons.* Ann. Sc. nat., t. XX, 1843.
— [2], *Ueber die caudal und kopf sinuse der Fische und das damit zu sammenhangende seitengefass-system.* Muller's Archiv für Anat. und Physiol., 1843.
— [3], *Système vasculaire des Raies.* L'Institut, t. XXV, 1857.
— [4], *Arterielle gefass-system der Rochen.* Denkschriften der Math. naturwiss. Kl. d. k. Akad. Wien, 1858.
W.-H. JACKSON and W.-B. CLARKE, *The Brain and cranial nerves of Echinorhinus spinosus, with notes on the other viscera.* Journ. of Anat. and Physiol., t. X, 1876.
JACOBSON, *De systemate venoso peculiari in permultis animalibus observato.* Copenhague, 1821.
S. JOURDAIN [1], *Sur le système lymphatique de Gadus morrhua.* Ann. Sc. nat., t. VIII, 1867.
— [2], *Coup d'œil sur les systèmes veineux et lymphatique de la Raie bouclée.* Paris, 1868.
R. KANTOROWICZ, *Ueber Bau und Entwick. des Spiraldarms der Selachier.* Zeitschrift für Naturwissenschaften, t. LXX, 1897.
S. KNEELAND, *Dissection of Scymnus brevispinna.* Boston Journal of Natural history, t. V, 1847.
R. KNER [1], *Ueber die Verschiedenheiten der Blinddarme bei den Salmonen.* Wiener Sitzungsber. d. Math. nat. Kl., t. VI, 1851 *.
— [2], *Ueber die Magen und Blinddarme der Salmoniden.* Wiener Sitzungsber. d. Math. nat. Kl., t. VIII, 1852.
KOLLIKER, *Einige Bemerkungen ueber die Resorption des Fettes in Darme, ueber das vorkommen einer physiologischen Fettleber bei jungen Saugethieren und ueber die Funktion der Milz.* Verhdl. d. phys. med. Ges. zu Wurzburg, t. VII, 1857 *.
L. KREHL, *Ein Beitrag zur Fettresorption.* Arch. für Anat. und Physiol. anat., 1890 *.
C. KRUKENBERG [1], *Versuche zur vergleichenden physiol. d. Verdauung, mit besonderer Berucksichtigung der Verhaltnisse bei d. Fische.* Untersuch. aus d. phys. Inst. d. Univers. Heidelberg, Bd I, 1877-78 *.
— [2], *Zur Verdauung bei den Fischen.* Untersuch. aus d. physiol. Inst. zu Heidelberg, 1882 *.
N. KULTSCHITZKY [1], *Zur Frage nach dem haut und dem Mechanismus der Resorption.* Charkow, 1882 (en russe) *.

N. Kultschitzky, [2], *Beitrage zur Kenntniss des Darmkanals der Fische.* Denkschr. der neurussischen Gesellsch. d. Naturforsch., t. XII, 1887. Odessa (en russe)*.

K. Kyrklund, *Studien ueber Fettresorption im Dunndarm.* Helsingfors, 1886*.

Lacauchie [1], *Mémoire sur la structure et le mode d'action des villosités intestinales.* C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XVI, 1843.

— [2], *Études hydrotomiques et micrographiques.* Paris, 1844.

Lafite-Dupont, *Sur le système veineux des Sélaciens.* Trav. du labor. de la station zool. d'Arcachon, 1898.

Lambl, *Ueber die Epithelialzellen der Darmschleimhaut als Schutzorgane und der mecanismus der Resorption.* Wiener med. Wochenschr. Wien, 1859*.

C. Langer, *Ueber Lymphgefasse des Darmes einiger Susswasserfische.* Wiener Sitzungsber. d. math. nat. Kl., t. LXII, 1870*.

P. Langerhans, *Untersuchungen ueber Petromyzon Planeri.* Verhdl. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., 1873.

E.-A. Lauth, *Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux et sur la manière de les préparer.* Ann. Sc. nat., t. III, 1re sér., 1824.

Lebkuchner, *De permeabilitate tunica vasorum.* Tubingue, 1819.

B. Lee et Henneguy, *Traité des méthodes techniques de l'Anatomie microscopique,* 2e édit. Paris, 1896.

Legouis, *Recherches sur les tubes de Weber et le pancréas des Poissons osseux.* Ann. des Sc. nat., t. XVII, 1872-73, et t. XVIII, 1873.

Leydig [1], *Zur Anat. und Physiol. d. Chimœra monstrosa.* Muller's Archiv f. Anat. und Physiol., 1851 et 1859.

— [2], *Beitrage zur Rochen und Haie.* Leipsig, 1852.

— [3], *Beitrage zur Fische und Reptilien.* Berlin, 1853.

— [4], *Einige histologische Beobachtungen ueber den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis).* Muller's Archiv, 1853.

— [5], *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.* Frankfurt, 1857. (Traduit en français par Lahilonne. Paris, 1866.)

J. Lieberkuhn, *Dissertatio anatomica physiologica de fabrica et actione villorum intestinorum tenuium.* Lugduni Batavorum, 1745.

Lippi, *Illustrazioni fisiologische et pathologische del sistema linfatico chilifero mediante la scoperta di un gran numero di communicazione dieno col venoso.* Firenza, 1825.

H. Lorent, *Ueber den Mitteldarm von Cobitis fossilis.* Archiv f. mikrosk. Anat., t. XV, 1878.

L. Louge, *Contribution à l'étude histologique du système veineux.* Paris, 1880.

Luchkau, *Ueber die Magen und Darmverdauung bei einigen Fischen.* Inaug. dissert. Königsberg, 1878.

Magendie, *Mémoire sur les organes de l'absorption chez les Mammifères.* Journ. de Physiol. de Magendie. Paris, t. I, 1821.

Magendie et Desmoulins, *Sur l'anatomie de la Lamproie.* Journ. de Physiol. de Magendie. Paris, t. II, 1822.

Marfels, *Recherches sur la voie par laquelle de petits corpuscules solides passent de l'intestin dans l'intérieur des vaisseaux chylifères et sanguins.* Ann. Sc. nat. Zool., t. V, 4e série, 1856.

Mascagni [1], *Prodrome d'un ouvrage sur le système des vaisseaux lymphatiques.* Sienne, 1784.

— [2], *Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia.* Senis, 1787.

P. Mayer [1], *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen gefassystem*

R. Owen, *On the Anatomy of vertebrates*, vol. I : *Fishes and Reptiles*. London, 1886.

T. Jeff. Parker [1], *Venous system of the Skate*. Trans. and Proc. New Zealand Institut, vol. XIII, 1880.

— [2], *Notes on the Anatomy and Embryology of Scymnus lichia*. Trans. and Proc. New Zealand Institut, vol. XV, 1882 (1883).

— [3], *A course of instruction in Zootomy* (*Vertebrata*). London, 1884.

— [4], *On the spiral valve in the genus Raia*. Trans. Zool. Soc. London, vol. XI, 1885.

— [5], *On the Blood-vessels of Mustleus antarcticus. A contribution to the Morphology of the vascular system in the Vertebrata*. Phil. Trans. R. Soc. London, vol. CLXXVII, 1886 (1887).

Cl. Perrault [1], *Description anatomique d'un Renard marin*. Mémoires pour servir à l'Histoire naturelle des animaux. Paris, imp. Roy, 1676, vol. I.

— [2], *Essais de physiologie*, 1680.

Ed. Perrier, *Traité de Zoologie*. Paris, 1893.

Phisalix, *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez les Ichthyopsidés*. Arch. Zool. expér., 2e série, vol. III, 1885.

A Pilliet [1], *Sur la structure du tube digestif de quelques Poissons de mer*. Bull. Soc. Zool., t. X, 1885.

— [2], *Note sur la structure du tissu adénoïde dans le tube digestif des Poissons cartilagineux*. C. R. Soc. Biol. Paris, 1890.

Preusse, *Die Fettresorption im Dunndarm*. Arch. f. Tierheilkunde, vol. XI, 1885*.

C. Rabl, *Ueber die Entwicklung des Venensystems der Selachier*. Fetschrift zum siebenzigsten geburstage Rudolf Leuckart's, 1892.

P. Raffaele, *Ricerche sullo sviluppo del systema vascolare nei Selacei*. Mitt. der Zool. station zu Neapel, vol. X, 1892.

L. Ranvier [1], *Leçons d'anatomie générale*, 2 vol. Paris, 1880.

— [2]. *Traité technique d'Histologie*, 2e édit., Paris, 1889.

H. Rathke [1], *Anatomische physiologische Bemerkunyen*. Meckel's Deutsches Arch. für Physiol., t. VIII, 1823.

— [2], *Ueber die Leber und das Pfortadersystem der Fische*. Arch. für Anat. und Physiol., 1826.

— [3], *Bemerkungen ueber den inneren Bau der Pricke, oder des Petromyzon fluviatilis* L., Dantzig, 1826.

— [4], *Zur Anatomie der Fische*. Müller's Arch. für Anat. und Physiol., 1836, 1837, 1838.

F. Recklinghausen, *Zur Fettresorption*. Arch. für Pathol. Anat. und Physiol., t. XXVI, 1863*.

J. Renaut [1], *Sur l'épithélium fenêtré des follicules clos de l'intestin du Lapin, et de ses stomates temporaires*. Gaz. méd. Paris, 6e série, vol. V, 1883.

— [2], *Traité d'Histologie pratique*. Paris, 1889.

A Retzius [1], *Observations in Anatomiam chondropterygiorum, principua Squalis et Rajæ generum*. Lundæ, 1819.

— [2], *Beitrage zu der Anatomie der Ader und Nervensystem der Myxine glutinosa*.

N. Ricci, *Intorno alla speciale forma e struttura dello stomaco di alcuni pesci*. Rendic. dell' Accad. science di Napoli. Anno XIV, 1875.

Ch. Robin [1], *Traité du Microscope*. Paris, 1871.

— [2], *Sur les vaisseaux lymphatiques des Poissons*. Arch. gén. de méd. (partie anatomique), 1845, et Revue zoologique de Guérin. Paris, 1845.

CH. ROBIN [3], *Note sur le système lymphatique des Raies et des quales.* L'Institut. Paris, t. XIII. 1845.

— [4], *Système veineux des Poissons cartilagineux.* C. R. Acad. des Sc., vol. XXI, 1845.

— [5], *Sur quelques particularités du système veineux de la Lamproie marine.* Bull. Soc. Philom. Paris, 1846.

— [6], *Mémoire sur l'anatomie des lymphatiques des Torpilles, comparée à celle des autres Plagiostomes.* Journ. Anat. et Physiol., t. IV, 1867.

— [7], *Mémoire sur les dispositions anatomiques des lymphatiques des Torpilles comparées à celles des autres Plagiostomes.* C. R. Acad. des Sc. Paris, 1867.

— [8]. *Leçons sur les vaisseaux capillaires et sur l'inflammation.* Paris, 1867.

J. RUCKERT [1], *Ueber die Entstehung der endolhelialen Aulagen des Herzens und der ersten gefass-stamme bei Selachier embryonen.* Biol. Centralblatt, t. VIII 1898.

— [2], *Ueber die Entwicklung des spiraidarms bei Selachiern.* Arch. Entwickl., vol. IV. 1896.

— [3], *Ueber Spiraldarmentwicklung von Pristiurus.* Verhandlungen Anat. Gesell., 1896.

RUSCONI, *Lettre sur une nouvelle méthode pour injecter le système lymphatique des Reptiles.* Anar. Sc. nat., 2e sér., t. XVII, 1842.

SAPPEY [1], *Injection, préparation et conservation des vaisseaux lymphatiques.* Paris, 1843.

— [2], *Études sur l'appareil mucipare et le système lymphatique et veineux chez les Poissons.* Paris, 1879.

[3], *Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques chez l'homme et les Vertébrés.* Paris, 1885.

E. A. SCHAFER, *On the part phayed by amæboid cells in the process of intestinal absorption.* Intern. Monatsch. 1 Anat. und Histol., vol. II, 1885.

F. SCHMID, *Ueber die Leber und das Pfortadersystem der Fische.* Augsburg, 1849.

A. SCHNEIDER, *Beitragezur vergleicheden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*, Berlin, 1879.

SCHŒNLEIN et WILLEM, *Observations sur la circulation du sang chez quelques Poissons.* Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. XXVI, 1894.

MAX SCHULTZE, *Sur le développement des Petromyzons.* C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XLIII, 1856.

W.-B. SCOTT [1], *Beitrage zur Entwickl. der Petromyzonten.* Morphol. Jahrb., vol. VII, 1881.

— [2], *The embryology of Petromyzon.* Journ. of Morphol., t. I, 1887.

P. DE SÈDE, *Sur l'appareil vasculaire superficiel des Poissons.* C. R. Acad. des Sc. Paris, t. CII, 1886.

SIEBOLD et STANNIUS [1], *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, Berlin, 1846. — *Nouveau manuel d'Anatomie comparée.* Paris.

— [2], *Handbuch des Zootomie.* Berlin, 1854.

THOMA, *Die Ueberwanderung farbloser Blutkorperchen von dem Blut in das Lymphgefass-system.* Heidelberg, 1873*.

C. TOLDT, *Blutgefasse des Darmkanals. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben.* Leipzig, 1871.

TURNER [1], *A contribution to the visceral anatomy of Læmargus borealis.* Journ. of Anat. and Physiol., t. VII, 1873, et t. VIII, 1874.

— [2], *Echinorhinus spinosus.* Journ. of Anat. and Physiol., t. IX, 1875.

L. VAILLANT, *Poissons du « Travailleur » et du « Talisman ».* Paris, 1888.

C. Vogt, *Ueber die schleimgange der Fische.* Amtlicher Bericht ueber die versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte zu Mainz, 1842.

C. Vogt et E. Yung, *Traité d'Anatomie comparée.* Paris, 1888.

H.-W. Waalewijn, *Bijdrage tot de Histologie van den Vischdarm.* Akademish Proefschrift. Leiden, 1872 *.

H. Watney, *The minute anatomy of the Alimentary canal.* Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., t. CLXVI; Quarterly Journ. microscop. Sc., 11e sér., t. XVII, 1877; Proced. Roy. Soc. London, t. XXII, 1874, et t. XXIV, 1876.

M.-J. Weber, *Beschreibung nebst Albildungen des Zwerchfelles einer ausgewachsenen weiblichen Phoca vitulina.* Arch. für Anat. und Physiol., 1840.

O. Wiemer, *Ueber den mechanismus der Fettresorption.* Pflüger's Archiv f. d. Ges. Physiol., t. XXXIII, 1884.

W. Wittich. *Beitrage zur Frage ueber Fettresorption.* Virchow's Arch., t, II, 1857 *.

E. Yung, *Recherches sur la digestion des Poissons.* Arch. Zool. exp. Paris, 1899.

Zawarykin [1], *Ueber die ersten chyluswege.* Bull. Akad. Sc. Saint-Pétersbourg, t. XIII, 1869.

— [2], *Verlauf der chylusbahnen im Dunndarm.* Mém. Acad. Sc. Saint-Pétersbourg, t. XIV, 1869.

— [3], *Ueber die Fettresorption im Dunndarm.* Pflüger's Archiv f. d. Ges. Physiol., t. XXXIV, 1883.

— [4], *Einige die Fettresorption im Dunndarm betreffende Bemerkungen.* Pflüger's Arch. f. d. Ges. Physiol., t. XXXV, 1885.

— [5], *Beitrage zur Frage ueber die Fettresorption.* Pflüger's Arch. f. d. Ges. Physiol., t. XL, 1887.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. I. — *Petromyzon marinus.* — Coupe transversale de l'intestin, au niveau où il est rejoint par sa bride veineuse. 1, artère intra-intestinale ; 2, coupe de la bride veineuse déjà incluse dans la paroi intestinale ; 3, veine intra-intestinale, incomplètement remplie par la masse à injection ; 4, 4, artérioles intestinales ; *v*, valvule. La communication de la cavité des *lames* ou *villosités* avec les lacunes sous-jacentes est très nette dans la partie droite de la valvule. Grossissement : 20 diamètres.

Fig. II. — *Petromyzon marinus.* — Coupe transversale dans la région moyenne de l'intestin. 1, artère intra-intestinale ; 2, veine intra-intestinale, incomplètement remplie par la masse ; 3, artériole intestinale. Grossissement : 10 diamètres.

Fig. III. — *Raja mosaica.* — Coupe transversale dans les parois de l'intestin valvulaire, au niveau de l'un de ses cercles artérioso-veineux. 1. artère ; 2, 2, les deux branches de la veine qui accompagne l'artère ; *v*, valvule. On remarque de nombreuses lacunes dans la sous-muqueuse des parois intestinales et de la valvule. Grossissement : 14 diamètres.

Fig. IV. — *Raja mosaica.* — Coupe du bord libre de la valvule. 1, artère intra-intestinale ; 2, 3, les deux branches de la veine intra-intestinale. Les lacunes sont très nombreuses et très visibles. Grossissement : 10 diamètres.

Préparations colorées à la liqueur de Van Gieson modifiée (Voy. *Technique*) ; les n^{os} I, II et III ont été au préalable injectés à la gélatine (bleu de Prusse), le n° IV a été injecté à la liqueur de Renaut.

(Microphotographies de F. Monpillard.)

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

DES PHRYNES

Par la Dsse SOPHIE PEREYASLAWZEWA

En commençant cet ouvrage, j'étais bien loin de l'idée qu'il prendrait les dimensions actuelles et deviendrait d'un intérêt aussi grand. Effectivement, au début, je n'avais qu'un seul stade de Phryne que M. Simon, le savant arachnidologiste avait eu l'heureuse idée d'offrir à M. E.-L. Bouvier, professeur de la chaire d'Arthropodes au Muséum, pour servir à des recherches embryogéniques.

M. Bouvier a eu l'extrême bonté de me communiquer les œufs de la Phryne qu'il avait reçus de M. Simon en me proposant de les étudier. Un peu plus tard, en cherchant dans la collection du Muséum, M. Bouvier eut le plaisir d'y trouver trois flacons avec des Phrynes appartenant à des espèces différentes, toutes trois avec des œufs à des stades différents. Tout content de cette heureuse trouvaille, il s'empressa de me l'offrir pour augmenter les matériaux de mon travail.

Tous ces stades certainement présentaient un intérêt assez important, étant donné que, sauf l'ouvrage très incomplet de Laurie, l'embryogénie des Phrynes restait totalement inconnue. Mais l'étude de ces jeunes stades soulevait une série de questions intéressantes sans donner de faits positifs pour les résoudre. Les derniers stades, qui devaient présenter dans ce sens des données importantes, me manquaient. Les Phrynes étant des formes tropicales, je ne

voyais point, même en perspective lointaine, la possibilité d'avoir entre les mains des embryons de Phrynes à des stades avancés.

Ayant fait les coupes des trois stades que j'avais, j'exprimai à M. Bouvier tous mes regrets à ce sujet. Il écrivit immédiatement à un voyageur du Muséum qui, pour le moment, se trouvait au Congo, c'est-à-dire dans un pays où on pouvait espérer trouver des Phrynes.

En effet, quelques mois après, M. Pobéguin, le voyageur en question, revint à Paris, en rapportant des embryons ravissants de *Damon medius* Herbst que je me suis empressée d'étudier.

C'était une capture des plus importantes qui fait honneur à l'habileté de M. Pobéguin; elle offre un grand intérêt pour les données qu'elle apporte sur le développement à ce stade même et aussi par la lumière que ces données jettent sur l'évolution des stades précédents.

Je ne trouve pas de mots assez expressifs pour témoigner toute ma reconnaissance à M. Bouvier, tant pour les matériaux si gracieusement mis à ma disposition, que pour tout le soutien scientifique et moral qu'il n'a cessé de m'accorder durant la longue période consacrée à cet ouvrage.

Je tiens également à exprimer une entière gratitude à M. Simon, auquel je dois les premiers matériaux de mon travail, et à M. Pobéguin, qui a si bien capturé la mère Phryne avec les embryons très avancés. J'ajoute que M. Simon a eu l'obligeance de déterminer toutes les espèces dont il sera fait mention dans ce travail, ce dont je le remercie vivement.

J'espère que M. le professeur Van Tieghem ne m'en voudra pas de saisir cette occasion pour lui exprimer toute ma sincère reconnaissance pour la bienveillance si large avec laquelle il m'a accordé l'hospitalité de son laboratoire; pendant mon séjour à Paris, j'ai pu y poursuivre librement mes recherches scientifiques et entre autres faire cette étude des Phrynes.

PRÉFACE

Les conditions dans lesquelles cette étude du développement embryonnaire a dû être faite et les difficultés toutes spéciales qu'elle présentait, n'étaient pas, tant s'en faut, encourageantes. Je disposais seulement d'un nombre de stades limité et d'ailleurs très restreint, puisqu'il n'y en avait que cinq en tout, le choix des phases ne dépendait ainsi pas de moi, non plus que le mode de conservation des œufs.

Les grands intervalles qui séparaient les uns des autres les cinq stades, dont le premier présentait la différenciation des feuillets embryonnaires déjà assez avancée, tandis que le dernier offrait des embryons prêts à éclore, prévenaient l'observateur qu'il allait se heurter à des obstacles peut-être insurmontables, et qui ne lui permettraient pas de tracer un tableau complet du développement embryonnaire de l'espèce étudiée.

Effectivement le début, les premiers pas dans l'évolution embryonnaire de l'œuf, de même que dans celle des feuillets embryonnaires, manquaient totalement et, en raison du caractère intermédiaire du genre *Phrynus*, il était trop risqué d'émettre des conclusions sur les affinités probables des échelons qui me manquaient avec les stades correspondants des Arthropodes, étant donné qu'à une phase très jeune, celle du disque germinatif, que j'ai eu entre les mains, les Phrynes montrent avec certains Arthropodes la plus étroite parenté. C'était très risqué, parce que dans les stades ultérieurs, l'évolution des organes des Phrynes présente des affinités avec des types tout à fait autres que les Arthropodes.

Ainsi dans le chapitre concernant ce jeune stade du développement des Phrynes, il a fallu se borner strictement à la description des données de cette phase même, sans faire la moindre tentative d'un rapprochement de ces données et de celles des stades ultérieurs, très éloignés, appartenant, en outre, à d'autres espèces de Phrynes. Faute de ces rappro-

chements, les chapitres traitant du premier stade produisent l'impression d'être quelque chose à part, comme isolé du reste de ce mémoire.

D'autres formations, dont l'origine et le mode de différenciation se laissaient très bien étudier dans le cours du développement des Phrynes, manquaient cependant dans les phases ultérieures de ce dernier, ce qui interdisait de préciser leur structure, encore moins leur rôle dans la vie de l'animal adulte.

Enfin certains organes se présentaient exceptionnellement favorables pour l'étude de leur évolution embryonnaire dès le début et jusqu'à la dernière phase embryonnaire ; pourtant cette étude a dû rester incomplète, vu que les phases postembryonnaires faisaient défaut et que l'anatomie de ces animaux est presque inconnue.

Mais l'absence de données précises et détaillées sur l'organisation des Phrynes adultes créait aussi des difficultés toutes spéciales pour l'étude du développement embryonnaire de ce type. Effectivement, sachant d'avance que tels ou tels organes existent chez l'animal adulte, ayant une idée concrète de leur forme et de leur position, on est plus à même de reconnaître aussi les premiers signes de leur apparition ainsi que de suivre toutes les modifications suivies nécessairement par chaque organe dans le cours du développement embryonnaire de cet animal lui-même.

Dans ces circonstances, rien n'est plus facile que de remarquer toutes les formations transitoires et passagères, indiquant la parenté cachée de l'espèce étudiée avec les espèces plus ou moins éloignées, qu'elles paraissent (ces formations) dans les modifications embryonnaires de la forme dans la position des organes propres à l'espèce étudiée, ou bien dans l'ébauche des organes rudimentaires dont l'existence même est passagère et qui disparaissent à un moment donné sans laisser aucune trace ou peu s'en faut.

Et précisément cette étude du développement des Phrynes,

animaux intermédiaires, présentant déjà un caractère mixte dans leur aspect extérieur, devait éveiller la prudence de l'observateur et d'autre part lui fournir toutes les données pour s'attendre à la rencontre des phases embryonnaires du type aberrant.

Les déviations du type étudié, sous forme d'organes transitoires, rudimentaires, exigent pour leur description et pour leur interprétation une exactitude toute spéciale. En effet, lorsqu'il s'agit d'organes permanents, l'inexactitude des données embryogéniques est plus appréciable et, de plus, dans ces cas, l'anatomie vient corriger les erreurs de l'étude embryogénique (n'empêche que l'embryogénie, à l'occasion, peut tout autant servir à redresser les erreurs des anatomistes). Mais pour vérifier les données embryogéniques suspectes, concernant les organes de courte durée et ceux qui disparaissent sans laisser de traces, il n'y a d'autre moyen que de refaire le travail de fond en comble.

J'ai cru pouvoir écarter cet inconvénient en faisant une étude personnelle des Phrynes adultes, étude préliminaire, naturellement hâtive et incomplète, n'ayant d'autre but, que de constater simplement la présence ou l'absence de certains organes, pour me rendre compte des traits internes caractéristiques de ce genre.

La chance m'a favorisée à moitié dans cette étude. Parmi les spécimens de Phrynes adultes des collections du Muséum d'histoire naturelle, se trouvait un exemplaire très jeune, tout en étant parfaitement adulte. Petit de taille, n'ayant pas encore les téguments et les organes chitineux trop durs, cet exemplaire se prêtait assez bien à des coupes ; c'était une chance et j'en ai profité.

Ces coupes transversales et longitudinales (1) m'ont été

(1) Il n'y avait qu'un seul exemplaire qui promettait de donner de bonnes coupes et cependant il était indispensable d'avoir des coupes longitudinales aussi bien que transversales. J'ai procédé de la manière suivante pour atteindre ce double résultat : j'ai commencé d'abord à faire les coupes longitudinales et, arrivée à la ligne médiane longitudinale du corps de l'animal, j'ai pris la moitié de ce dernier qui restait entière et, telle qu'elle

d'une grande utilité dans tous les cas où il s'agissait des organes purement musculaires ou chitineux, dont la forme et la structure se présentaient en assez bon état.

Cette utilité est tout de suite appréciable si l'on considère : 1° que le dernier stade des embryons de Phrynes que j'ai eu à ma disposition, tout en étant très âgé et présentant certains organes, conformément à cet âge, très développés, montrait d'autres organes qui, contrairement à cet âge de l'embryon étaient encore dans un état absolument embryonnaire, ne permettant de juger ni de leur forme, ni de leur structure définitive. C'est précisément là le cas des organes respiratoires, de la musculature, des organes du système vasculaire, etc. ; 2° que les données de l'anatomie macro et microscopiques des Phrynes adultes font absolument défaut dans la littérature scientifique.

Certainement le fait du développement embryonnaire de tel ou tel organe a toujours une valeur et une importance scientifiques par lui-même. Mais cette valeur et cette importance augmentent de beaucoup si on peut juger d'une manière nette comment de cet état embryonnaire l'organe donné passe à l'état définitif, caractéristique pour l'âge adulte de l'animal étudié.

Dans ces occasions, mes coupes de la Phryne adulte m'ont été d'un grand secours et elles m'ont servi maintes fois pour compléter les données fournies par des organes déjà signalés, qui se présentaient à un état embryonnaire au dernier stade du développement des Phrynes que j'ai eu à ma disposition. C'était encore une chance !

Mais c'est tout ce que j'ai pu tirer de mes coupes de la Phryne adulte et pourtant comme c'était loin de ce que j'avais espéré en obtenir ! Mes espérances se sont brisées contre le mauvais état de conservation des spécimens, dont

était incluse dans la paraffine, je la plongeais encore une fois dans un verre à montre, rempli de paraffine bien chaude et ayant soin d'appliquer la surface coupée de l'animal contre la surface plate du verre afin d'éviter la dissociation des organes internes coupés. Après le durcissement de la paraffine cette seconde moitié de Phryne m'a servi pour les coupes transversales.

l'introduction dans les collections du Muséum datait d'un demi-siècle. C'était une malchance que j'avais oublié de prendre en considération.

Naturellement, dans ces coupes, les organes chitineux ou musculaires, étant très résistants, se sont conservés, mais les organes d'une nature tant soit peu délicate étaient dans un état qui ne permettait point d'y reconnaître ni forme, ni structure histologique.

La structure du cerveau et de tout le système nerveux était absolument méconnaissable ; c'est à peine si l'on pouvait constater la présence même des ganglions cervicaux ; quant à leur structure histologique, les coupes n'enseignaient rien là-dessus. Les organes abdominaux, de nature muqueuse, ont aussi beaucoup souffert, car il était impossible d'y reconnaître quoi que ce fût.

Ainsi cette étude préliminaire de l'organisation de l'animal adulte n'a fourni aucun des renseignements espérés sur les organes délicats et, quoique possédant une préparation de la Phryne adulte, je n'étais pas plus avancée qu'auparavant sur les mystères de la présence ou de l'absence de certains organes délicats de forme et de structure histologique définitive. Il fallait donc étudier le développement embryonnaire à tâtons.

En réalité, cela ne tirait pas à conséquence dans tous les cas se rapportant aux formations précoces, dont le développement se présentait, au dernier stade que j'ai eu, sinon à un état achevé, du moins ayant atteint un degré, où la forme des organes, leur structure histologique, leur fonction future n'étaient plus ni énigmatiques, ni équivoques. Il en est de même pour tous les organes génétiques, dont l'existence est inévitable.

Mais un grand embarras se présentait pour toutes les formations en ébauche tardive, qui tout en ayant une forme et une structure embryonnaire presque identique, diffèrent beaucoup les unes des autres par leur forme et leur structure définitives, ainsi que par leur caractère physiologique,

traits sur lesquels tout jugement nous échappe, faute des stades nécessaires et des données anatomiques.

Il va sans dire que, dans ces cas, on ne se sent pas trop encouragé ni pour la description, ni pour l'interprétation des organes.

Je n'ai indiqué que quelques-unes des nombreuses difficultés que présentaient les conditions spéciales de cette étude sur le développement embryonnaire des Phrynes, sans avoir touché aux difficultés ordinaires, purement techniques.

Mais je tiens à dire que ces difficultés, fussent-elles encore plus grandes et plus nombreuses, le naturaliste qui aborderait ce sujet serait encore récompensé par le haut intérêt que présentent les faits particuliers qui se succèdent devant ses yeux au cours de cette étude.

Le développement embryonnaire de formes aussi intermédiaires que les Phrynes (et bien sûr que beaucoup de types se trouvent dans le même cas) offre ceci de particulier, qu'il permet à l'observateur d'assister à la lutte, pour ainsi dire, des traits antagonistes héréditaires de divers âges et de types différents, traits tant soit peu ou tout à fait contraires les uns aux autres.

Comme exemple frappant d'une lutte pareille, on peut indiquer la manière exceptionnelle dont se fait le développement embryonnaire du système nerveux des Phrynes (et des Aranéides). Je parle ici de l'écartement des troncs nerveux ventraux, qui, au début de la différenciation de ces troncs, n'est pas du tout trop remarquable, mais qui se développe ensuite avec une vigueur ne correspondant point à la durée de l'existence et qui disparaît enfin, non seulement sans laisser de traces de sa courte vie, mais encore en cédant la place à un trait absolument opposé, à une coalescence peu commune de tout le système nerveux dans les deux directions transversale et longitudinale.

Cette particularité a été depuis longtemps constatée comme un trait du système nerveux des Aranéides. Mais autant que je sache, aucun des auteurs n'a cherché d'expliquer son

apparition autrement que par des causes purement mécaniques ou par cet autre fait du renversement de l'enroulement de l'embryon, dont le moment d'apparition coïncide avec celui de l'écartement des troncs nerveux, sans l'influencer le moins du monde.

Cette phase d'écartement des troncs arrive chez les Phrynes d'une manière si inattendue, elle se présente si exceptionnelle, que l'observateur en est frappé tout en connaissant la même phase chez les Araignées. La phase qui la précède, dans les deux cas, ne donne qu'un seul faible indice de la possibilité de son apparition ; quoique ce petit indice, comme trait embryonnaire, soit bien connu pour un nombre considérable de types (la gouttière primitive nerveuse, — le rapport intime entre ce trait embryonnaire bien connu et cet autre fait anatomique tout aussi bien connu, — l'écartement des deux troncs nerveux, qui existe chez divers [même la plupart] types comme caractère permanent n'a jamais été mis en évidence) il est tout naturel qu'on ne voie plus le rapport intime entre l'écartement embryonnaire des troncs nerveux des Araignées et les deux traits qui viennent d'être cités et qui sont ses précurseurs les plus naturels et les plus légitimes.

Voilà pourquoi l'observateur éprouve tout d'abord un saisissement en présence de ce fait curieux et ce n'est que petit à petit qu'il trouve une explication dans des faits bien connus, que sa mémoire remet devant ses yeux.

Le petit indice, en forme de gouttière primitive nerveuse, se développant chez les divers types d'Arthropodes en une séparation des deux troncs nerveux comme trait permanent qui caractérise l'état adulte de ces types, cette même gouttière primitive, paraissant déjà assez grande aux stades très jeunes chez les embryons des Araignées et des Phrynes, tout d'un coup, favorisée par des circonstances tout à fait communes, prend l'aspect d'un écartement de dimensions monstrueuses.

Cet état dure quelque temps, mais peu à peu la largeur

de l'écartement diminue, les troncs se rapprochent, cédant à l'influence de l'hérédité plus forte, celle de la coalescence du système nerveux dans les deux directions.

Le système nerveux des Phrynes montre des affinités toutes particulières avec le système nerveux des Décapodes brachyures, autant par son développement embryonnaire, que par son aspect chez l'adulte.

Mais il n'est point permis d'oublier que, tout en présentant une ressemblance très grande avec le système nerveux thoracique des Décapodes brachyures, par la coalescence des ganglions thoraciques en une seule plaque, le système nerveux des Phrynes affecte en même temps une affinité tout aussi grande avec le système nerveux des Limules par la tendance des ganglions thoraciques à entrer dans la région des ganglions cervicaux pour en constituer une partie intégrante.

Ainsi donc tout d'abord, c'est l'hérédité la plus ancienne, celle de la gouttière primitive qui s'accuse et se développe démesurément, grâce aux circonstances favorables, en un écartement énorme. Mais ensuite les deux traits de l'hérédité plus récente surviennent, se disputent et finissent par s'affirmer chacun dans son domaine.

Le développement de ces deux traits héréditaires — coalescence des ganglions de la chaîne ventrale et passage des ganglions thoraciques dans la région de l'encéphale — a fait de grands progrès chez les Phrynes, parce que tous les ganglions de la chaîne ventrale — thoraciques et abdominaux — se sont réunis en une seule plaque thoracique — ce qui a lieu chez les Crustacés — et dans les régions de l'encéphale, nous voyons que non seulement les ganglions des chélicères sont plus intimement liés au cerveau que cela se fait voir chez la Limule, mais encore que les ganglions des deux paires de membres suivants montrent une grande tendance à s'associer au cerveau — ce que l'on ne voit nullement chez les Limules.

Je ne cite ici qu'un seul exemple de cette lutte entre les

traits héréditaires, parce que cet exemple est des plus frappants et des plus grandioses. Mais on trouve dans le cours du développement embryonnaire des Phrynes, des exemples de cette lutte dans d'autres régions du corps, chez d'autres organes où elle est peut-être un peu moins démonstrative, ce qui ne diminue point l'intérêt qu'elle présente. Cependant le résultat diffère de celui du système nerveux dans ce sens qu'un seul trait sort comme vainqueur de la lutte.

Il me semble pourtant que le cas du système nerveux, où les deux traits héréditaires différents s'affirment dans les deux parties d'un seul et même organe, n'est pas aussi extraordinaire et rare qu'il en a l'air et qu'on le retrouverait dans beaucoup d'autres types.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES PHRYNES

Partie descriptive.

I. — SAC OVIFÈRE

La manière dont les Phrynes portent leur ponte n'a été connue qu'à une date très récente, et c'est à Laurie qu'on doit la première description de ce fait.

L'espèce que Laurie a étudiée, *Ph. reniformis*, est tout autre que celle que j'ai eue à ma disposition ; de plus, il n'avait qu'un seul exemplaire dont le sac était en bon état. C'est peut-être à ces circonstances qu'il faut attribuer un léger désaccord entre les données de cet auteur et les faits que j'ai pu recueillir en étudiant mes cinq stades embryonnaires de Phrynes, appartenant à cinq espèces différentes. Tous les embryons, sauf ceux du dernier stade, se trouvaient dans le sac ovifère que la femelle de chaque espèce porte en dessous de son abdomen.

On partage très volontiers l'étonnement de Laurie au sujet de l'aplatissement extrême de l'abdomen de la femelle, portant son sac ovifère. L'auteur dit qu'il est difficile de comprendre comment les organes internes abdominaux peuvent tenir dans un espace aussi comprimé.

On trouve facilement l'explication de ce fait en étudiant l'état des organes internes abdominaux d'une femelle portant son sac ovifère. En effet, cette étude montre que le volume de toutes les parties de l'organe digestif — et ce sont elles précisément, ces parties, qui encombrent la cavité abdominale — est devenu très réduit.

Laurie avait bien remarqué que les deux anneaux abdo-

minaux antérieurs sont la seule partie de l'abdomen qui ne soit pas recouverte par le sac ovifère.

A cette observation de l'auteur cité, on peut ajouter que, puisque ces deux anneaux ne sont point recouverts par le sac, ils ne font pas partie non plus de l'excavation ventrale, qui se produit sous l'abdomen, pour recevoir le sac à mesure qu'il se forme durant la période de la ponte. Et du moment que l'excavation abdominale ne gagne point les deux anneaux antérieurs, les organes respiratoires qu'ils logent ne se trouvent nullement gênés dans leur étendue par l'aplatissement de l'abdomen.

Et c'est tout naturel, ces deux organes étant certainement de ceux qui ne peuvent être gênés dans leur fonction sans que l'animal soit menacé d'étouffement. Tandis, que nous savons bien que la plupart des Arthropodes peuvent supporter la faim durant un laps de temps tout à fait extraordinaire.

On peut se faire une idée de la manière dont cette excavation abdominale externe se forme. Effectivement, l'abdomen de la femelle, durant la période de la maturité des œufs, doit se dilater beaucoup, par rapport à son volume ordinaire, et à celui de l'abdomen du mâle. Au moment de la ponte, tout cet espace interne, qu'occupaient les œufs, devient vide.

La paroi externe du sac ovifère reste fixée à la plaque génitale. Il est permis de supposer, avec la plus grande probabilité, que ce sac se forme au moment même de la ponte et que sa matière est expulsée au dehors simultanément avec les œufs. Il est très naturel d'admettre que, pour faciliter la sortie des œufs, l'animal contracte les muscles abdominaux à partir de la dernière paire et que cette contraction remonte successivement à travers toutes les paires de muscles qui se suivent. Cette contraction ramène graduellement la paroi ventrale de l'abdomen dans le vide que laissent les œufs en sortant.

Par conséquent, la matière du sac, en glissant le long de

la surface externe de l'abdomen, trouve l'excavation de cette dernière toute prête à le loger. Elle s'agrandit à mesure que sort la ponte et en raison même de cette sortie. Ce creux extérieur est absolument proportionnel au volume de la ponte; puisqu'il se produit aux dépens du vide interne que cette dernière laisse en sortant au dehors, il ne peut donc être ni plus ni moins grand que le volume de l'ensemble des œufs constituant la ponte.

Il est évident que la réduction du volume des parties abdominales de l'appareil digestif, qu'on remarque chez la femelle portant son sac ovifère, se fait au fur et à mesure de la sortie des œufs et ne peut nullement être considérée comme le résultat de la pression que le sac exerce extérieurement après la ponte, mais bien plus comme résultant du vide interne que produit la ponte des œufs.

Quand on a eu entre les mains une femelle de Phryne portant son sac ovifère, et qu'on s'est donné la peine de l'examiner attentivement, on se rend tout de suite compte de la manière dont le sac est fixé à l'abdomen. On remarque, avec la plus grande facilité, que les bords latéraux de l'abdomen recouvrent un peu les bords du sac ovifère. Ce fait parle beaucoup en faveur de la supposition qui vient d'être exposée, à savoir, que le creux externe se produit aux dépens du vide interne, laissé par la ponte sortante; et que la matière du sac se formant au fur et à mesure de la sortie des œufs, est expulsée au dehors au moment même de la ponte.

Outre ce maintien du sac par les bords latéraux de l'abdomen, sa partie supérieure, comme il a été dit plus haut, reste collée à la plaque génitale, ce qui augmente sa stabilité.

Je n'ai pas eu l'occasion de voir l'éclosion des embryons de Phrynes, n'ayant jamais eu de Phrynes vivantes entre les mains, mais la chance m'a favorisée tout de même, car j'ai vu une femelle portant encore son sac, probablement quelque peu après l'éclosion des embryons, puisqu'il était vide. Cependant cette expression n'est pas exacte : ce

n'est pas le sac qui se montrait vide, mais les chorions qu'il renfermait encore, après la sortie des jeunes.

C'est un singulier effet que produit un sac à cet état-là ! Tous les chorions, évidemment très allongés et perforés dans la partie supérieure, ont l'aspect des alvéoles d'un nid de Guèpes ou d'un gâteau d'Abeilles, en miniature, bien entendu.

Au moment de la ponte et durant toute la période embryonnaire, l'œuf reste rond et il est rare que le nombre des œufs de la ponte soit assez petit pour qu'ils se rangent en une seule couche. Plus fréquentes sont les pontes nombreuses, ce qui nécessite la disposition en deux et même en trois couches superposées des œufs dans le sac ovifère. Dans ce cas, il serait gênant pour les embryons, occupant la couche interne des œufs, de sortir, au moment de l'éclosion, à travers la couche supérieure des œufs qui les recouvrent. Voilà pourquoi, quand les embryons atteignent un certain âge et commencent à se redresser, le chorion s'allonge aussi, prenant moins de place en largeur que lorsqu'il était rond. En raison de ce changement de forme, tous les embryons parviennent à se ranger en une seule couche dont l'épaisseur dépasse même les trois couches d'œufs primitives.

L'éclosion étant à peu près simultanée pour tous les embryons de la même ponte, cet arrangement postérieur de la position des jeunes dans le sac leur permet, en perforant le sommet du chorion, d'en sortir sans difficulté aucune.

Il est à supposer que, par la pression interne et simultanée de tous les embryons, la paroi externe du sac est enlevée complètement, parce qu'il n'en reste pas même de traces au bord. Les chorions, dénudés ainsi extérieurement, ayant l'air de cellules, perforés et abandonnés par leurs hôtes, adhèrent encore à la paroi interne du sac logé dans la dépression abdominale ventrale.

Un exemplaire desséché d'une Phryne femelle, avec un sac ovifère, présentant justement l'état qui vient d'être

décrit, a été trouvé dans les collections du laboratoire d'entomologie, par M. Bouvier, qui a eu l'extrême amabilité de me le communiquer. Il se trouvait dans la collection certainement depuis plus d'un demi-siècle.

II. — ASPECT GÉNÉRAL DES ŒUFS DE LA *TARANTULA PALMATA* Herbst, AU STADE DU BLASTODERME

Ce stade, très jeune au premier coup d'œil, n'offre pas grand'chose pour l'étude des œufs *in toto*. Le blastoderme, en forme de tache aux contours irréguliers, occupe à peine un quart de la superficie de l'œuf. Les contours de la tache varient d'un œuf à l'autre ; sur une dizaine de ces derniers, il n'y en a pas deux d'aspect semblable. Ce fait intéressant se laisse expliquer de deux manières : 1° la fécondation des œufs de la même ponte ne serait pas simultanée, ce qui amènerait une différence dans l'âge du blastoderme, ce qui, à son tour, occasionnerait la différence aussi bien dans les dimensions que dans les contours de la tache blastodermique. Naturellement, dans ce cas, l'âge des embryons varierait aussi ; 2° la fécondation étant simultanée, le moment de l'apparition du blastoderme, les dimensions et les contours de ce dernier pourraient quand même légèrement varier d'un œuf à l'autre sans conséquences visibles pour l'uniformité de l'âge des embryons.

Si tous les œufs que j'avais à ma disposition pour cet ouvrage avaient appartenu à une seule et même espèce, il aurait été très facile de trancher cette intéressante question de la variation des dimensions et des contours du blastoderme, dans les œufs d'une même ponte. Il aurait suffi de comparer soigneusement l'âge des embryons déjà bien formés. Mais comme les différents stades appartenaient tous à des espèces différentes, cette comparaison ne pouvait plus avoir de valeur pour le stade du blastoderme en question, attendu que le développement pouvait présenter

des particularités qui n'appartiennent pas à ceux d'une autre espèce de Phrynes.

Il y avait des œufs présentant une tache blanche, presque ronde; chez d'autres, elle était triangulaire, largement arrondie; quelquefois on remarquait une échancrure sur l'un des trois côtés de ce triangle. C'est précisément cette forme que montre la figure 2.

Il y avait aussi les formes intermédiaires entre celle du rond et celle du triangle à échancrure. On rencontrait encore la forme oblongue qui, dans divers œufs, montrait une tendance plus ou moins manifeste à se transformer en une bande parcourant la périphérie de l'œuf d'un pôle à l'autre. La figure 1 rend l'aspect de cette dernière forme de la tache blastodermique.

Cet examen de la gradation dans le changement de la forme du blastoderme est absolument défavorable à l'admission d'une fécondation simultanée, au moins dans l'espèce dont les œufs étaient au stade de formation du blastoderme.

Cependant pour l'espèce *Damon medius* Herbst, au dernier stade représenté par des embryons presque prêts à rompre le chorion, je peux dire dès à présent que, sur les coupes de ces embryons, on remarquait aussi quelques différences internes dans le cours du développement. Tout en étant trop légères pour se manifester extérieurement, elles se faisaient remarquer dans les coupes, par conséquent elles laissent supposer aussi quelque inégalité dans l'âge des embryons, ce qui veut dire, en fin de compte, qu'il y a absence de simultanéité dans la fécondation.

Sur les coupes d'autres stades pour des embryons appartenant à d'autres espèces, il était impossible de constater des différences histologiques; étaient-elles trop insignifiantes pour être remarquées à ces périodes de formation des organes embryonnaires, ou bien cette particularité n'est-elle point habituelle aux autres espèces du genre *Phrynus*? ceci m'est resté inconnu.

L'étude *in toto* des œufs de ce stade, au grossissement du microscope que permettait d'employer le volume de l'œuf, montre la surface de la tache blastodermique parfaitement lisse ; on y cherche en vain quelques sinuosités qui indiqueraient le commencement de la différenciation des organes, ou du moins quelques petites taches plus blanches ou plus foncées, qui feraient supposer l'inégalité dans l'épaisseur de la couche cellulaire, comme avant-courrière de cette différenciation déjà très proche.

On ne remarque rien de pareil ; non seulement la surface du blastoderme semble être absolument lisse et de la même couleur, — ce qui veut dire aussi d'une épaisseur tout à fait égale, — mais encore son bord, dans tous les points de son parcours, semble être de la même couleur que son centre, ce qui devrait indiquer aussi l'uniformité dans l'épaisseur de ces parties. Il est impossible de distinguer les éléments histologiques qui forment le tissu de ce blastoderme. Même les plus forts grossissements dont on peut se servir pour cette étude des œufs entiers, ne permettaient point de distinguer les cellules.

Il n'était que tout naturel de supposer, en se basant sur les données de cet examen, que ce stade du blastoderme est excessivement jeune et que, malgré sa jeunesse ses éléments histologiques doivent être d'une petitesse extrême.

III. — ORGANISATION DES EMBRYONS DE CE STADE D'APRÈS LES COUPES

Les coupes de ce stade nous font voir que nous n'avons plus affaire au blastoderme, mais bien à un disque germinatif, présentant l'ébauche des trois feuillets; ces coupes donnent un démenti complet à la plupart des conclusions faites d'après l'investigation des œufs en entier ; il n'y a que la conclusion concernant la petitesse des éléments histologiques et l'uniformité d'épaisseur du disque germinatif dans toute son étendue, qui restent vraies. Les coupes

transversales à l'axe longitudinal du corps du futur embryon, font voir que le disque germinatif, malgré le petit espace qu'il occupe sur la périphérie de l'œuf, a fait de réels progrès dans la différenciation des feuillets embryonnaires. Effectivement, il n'y a plus à proprement parler de cellules blastodermiques, parce qu'elles se sont distribuées en trois groupes ou trois feuillets embryonnaires, et chacun de ces trois groupes mène une vie indépendante, en ce sens que ses cellules se multiplient, se différencient en organes qui doivent être formés aux dépens du feuillet représenté par ce groupe, sans se confondre ni se mêler à la division des cellules des deux autres groupes, qui, elles aussi, doivent indépendamment former les organes spéciaux aux deux feuillets qu'ils représentent.

Cette tache blastodermique, ou, comme nous le savons maintenant, ce disque germinatif, n'est pas du tout aussi jeune qu'on pourrait le croire d'après l'espace qu'elle occupe sur la périphérie de l'œuf; les coupes expliquent ainsi pourquoi, tout en étant si âgée, elle n'est que très peu étendue. Si l'on considère l'épaisseur qu'elle offre dans les coupes, on voit bien que la quantité de cellules qui la forment suffirait pour couvrir toute la surface de l'œuf d'une enveloppe cellulaire à double rangée de cellules. Il est évident que les cellules blastodermiques, en se multipliant, se sont distribuées en feuillets embryonnaires de très bonne heure, et que le blastoderme, bien avant d'accomplir sa tâche de recouvrir le jaune de l'œuf, s'est partagé en ectoderme, mésoderme et endoderme, en accumulant tous les éléments histologiques de ces trois feuillets sur le côté ventral.

I. — Ectoderme

Dans les divers points de son étendue, l'ectoderme offre un aspect absolument différent, autant par sa structure histologique que par son contour extérieur. En effet, sur les coupes transversales, on distingue d'une manière très

nette le commencement de la formation du système nerveux et des organes de locomotion. En examinant toute la série de ces coupes, on se rend compte de l'aspect que doit avoir l'ectoderme dans toute son étendue d'un pôle à l'autre.

Il est plus long que large et sa périphérie n'est point lisse, comme elle se présentait à l'étude *in toto*; au contraire, on y remarque des sinuosités, des protubérances, disposées dans un ordre qui permet d'y reconnaître l'ébauche de futurs organes (fig. 12, 13, 14).

Toutes les cellules qui entrent dans la constitution de la couche ectodermique sont très serrées les unes contre les autres, dans les trois directions, et sont disposées en plusieurs rangées. Le caractère de ces cellules indique leur nature incontestable de cellules nerveuses; le corps de chacune contient un noyau, énorme par rapport à la quantité insignifiante du protoplasme qui l'entoure. C'est à peine si l'on remarque la couche mince beaucoup plus claire qui le représente. Le noyau est, comme d'ordinaire, très fortement coloré. Effectivement, cette couche n'est autre chose que l'ébauche de la chaîne nerveuse ventrale. Dès à présent elle est divisée longitudinalement par une gouttière médiane en deux moitiés ; chacune donnera naissance à un cordon, qui plus tard sera divisé transversalement. Cette dernière division des cordons en neuromères est plus tardive, comme on peut le supposer d'après ce fait que, dans les coupes en question, on n'en trouve pas les moindres traces.

Cet aspect de la couche en question se modifie différemment vers les deux pôles du futur embryon. Parcourant les coupes qui montent vers le pôle céphalique, on s'aperçoit tout d'abord que la division longitudinale de la couche en deux moitiés latérales s'efface, à mesure qu'on s'approche de la région qui donnera naissance à la bouche et à l'œsophage. La structure de la couche ectodermique de cette région prend aussi un autre caractère ; il ne s'agit plus d'y compter les rangées de cellules constituantes. La régularité dans la disposition de ces dernières fait absolument défaut.

C'est un amas de cellules sans aucun ordre appréciable, qui occupe un assez grand espace et s'enfonce profondément dans l'intérieur de l'œuf. L'absence d'ordre parle beaucoup en faveur de la multiplication et de la migration très énergique qui se produisent dans les cellules de cette région. Dépassant cette formation vers le pôle oral, on arrive de nouveau à une couche ectodermique plus régulière. Les cellules deviennent plus serrées et la stratification est plus appréciable. Seulement, la périphérie de la couche, uniformément lisse d'abord, s'est transformée en six lobes parfaitement distincts. Ces derniers représentent les futurs lobes céphaliques (fig. 12 et 14).

Poursuivant cette étude dans la direction contraire, notamment en descendant la série de l'autre côté de la coupe qui nous a servi comme point de départ dans l'examen de la différenciation ectodermique, on constate de même la disparition de la gouttière médiane et par conséquent de la division de la plaque en deux moitiés. S'approchant de plus en plus vers le pôle postérieur de la tache blastodermique, la couche perd son aspect régulier multicellulaire ; elle diminue aussi en longueur transversale. Petit à petit, des trois rangées de cellules qui constituent son épaisseur dans le milieu de son parcours, il n'en reste qu'une seule; les cellules y sont peu serrées et présentent un caractère purement épithélial. La quantité de protoplasme qu'elles contiennent est très grande, ce qui les rend très volumineuses.

Les données qui viennent d'être exposées font croire que la différenciation du système nerveux commence par le pôle céphalique, où tout d'abord s'accusent les grands lobes ; vient ensuite la formation du trajet nerveux ventral qui, à ce stade, ne présente qu'une plaque longue, convexe et épaisse ; à ses deux pôles, cette plaque est unie ; juste au milieu, elle est traversée par une fente interne longitudinale de la plaque nerveuse ; l'épaisseur de la gouttière primitive diminue graduellement vers le pôle postérieur : tout aussi graduellement, dans la même direction, le caractère ner-

veux des cellules constituantes se change en caractère épithélial. Il serait difficile de trouver une limite de démarcation tranchée entre les cellules nerveuses, et les cellules épithéliales.

C'est tout ce qu'on peut dire sur la différenciation du système nerveux à la période du développement embryonnaire de la *Tarantula palmata* qui nous intéresse ici.

Un coup d'œil sur les figures 12, 13 et 14 suffit pour nous avertir que l'examen des coupes qui nous ont fourni les données ci-dessus exposées, n'a pas encore épuisé toutes les formations ectodermiques. Effectivement, la figure 13 fait voir deux protubérances latérales, qui garnissent les deux extrémités de la couche. Les cellules ectodermiques périphériques, qui forment le revêtement cellulaire de ces protubérances, présentent un caractère épithélial. Elles sont disposées en une seule rangée, et pas trop serrées les unes contre les autres; la quantité de protoplasme qui englobe leur noyau est assez considérable, ce qui augmente la distance entre les noyaux des cellules voisines. Il est évident que ces protubérances latérales sont les bourgeons des membres. Parcourant toute la série des coupes, on s'aperçoit que les deux bourgeons bilatéraux d'une même paire se forment simultanément, et que le développement de toutes les paires bilatérales, en partant du pôle céphalique, se suit de si près, qu'il serait très difficile de trouver, entre la première et la dernière paire, quelque différence histologique qui puisse indiquer l'absence de simultanéité dans le moment de leur apparition.

Ainsi le système nerveux et les membres se sont manifestés, et c'est à ces formations que se borne la différenciation de l'ectoderme à ce stade. La couche ectodermique se termine juste derrière les protubérances latérales. Le stade suivant nous fera voir que le travail de l'ectoderme du côté ventral de l'embryon est si puissant et demande tant de forces que, longtemps encore, il ne lui sera pas possible de continuer son développement au delà de cette partie de l'œuf.

2. — Mésoderme

Dans les coupes représentées par les figures 12, 13 et 14, que nous venons d'étudier, les cellules de ce feuillet se font voir au-dessous de toute la couche ectodermique, suivant fidèlement son parcours.

Cependant, ce n'est pas dans tout le parcours de cette couche qu'on peut distinguer, avec la même facilité, ces éléments histologiques. Ces derniers ne présentent pas partout le caractère qui leur est si particulier, notamment un aspect fusiforme. Cette configuration, purement mésodermique, est assez nette dans les éléments de ce feuillet disposés au-dessous de la couche ectodermique décrite plus haut (fig. 13). Dans toute cette région, leur nombre est assez grand et leur position très variable : on peut supposer qu'ils sont en voie de multiplication et de migration fort actives. Quelques-uns, en formant une couche irrégulière au-dessous de l'ectoderme, n'adhèrent pas toutefois à la couche de cellules nerveuses ; un espace clair (fig. 13), sépare les représentants du feuillet ectodermique de ceux du feuillet mésodermique. Par places, l'épaisseur de ce dernier ne consiste qu'en une seule rangée de cellules ; dans d'autres endroits, elle est formée d'un certain nombre de cellules irrégulièrement disposées. C'est plutôt un amas de cellules de passage ; on en voit déjà quelques-unes s'acheminant dans les deux directions latérales. Beaucoup d'entre elles entrent dans les protubérances ectodermiques latérales des membres.

3. — Endoderme

L'endoderme, à ce stade du développement des Phrynes, est représenté par de nombreux groupes de cellules plus ou moins grandes, rondes, qui montrent une tendance frappante à se répandre parmi les globules du jaune de l'œuf. En effet, il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures 12, 13, 14 pour s'en convaincre. Tout près du feuillet mésoder-

mique, on voit des groupes compacts de cellules endodermiques; quelques-unes s'en écartent et, une par une (fig. 13), s'acheminent vers le jaune d'œuf; ayant atteint les globules de ce dernier, les unes entourent les globules, d'autres se dirigent plus loin pour en englober un autre. Dès que la cellule endodermique vient en contact avec le jaune, elle envoie des pseudopodes excessivement fins, qui s'enfoncent dans l'intérieur du globule et le traversent dans toutes les directions, si bien qu'au bout de quelque temps, le globule se trouve à l'intérieur du corps de la cellule, ou plutôt entre les mailles du réseau protoplasmique formé par les pseudopodes. Quelquefois, plusieurs cellules se chargent de ce travail, attaquant un gros globule. C'est ainsi que les cellules endodermiques se nourrissent de jaune d'œuf en digérant les globules de ce dernier, qu'elles ont englouti.

Jamais aucune cellule des deux autres feuillets embryonnaires ne manifeste cette capacité de dévorer, pour ainsi dire, les particules du jaune d'œuf, pour y puiser le moyen de grandir et de se diviser ensuite, ayant atteint un certain volume, comme le font les cellules endodermiques. Durant toute la période du développement embryonnaire, les cellules endodermiques, dispersées d'abord et rangées en organes correspondants ensuite, consomment tout le temps le jaune d'œuf, jusqu'à ce qu'il n'en reste plus un seul globule.

Il faut toutefois reconnaître que le but de cet engloutissement n'est point purement égoïste. Au contraire, en se nourrissant, le feuillet endodermique nourrit les deux autres feuillets, ectoderme et mésoderme, absolument comme l'appareil digestif le fait pour les tissus et les organes de l'animal adulte.

Cette particularité des cellules endodermiques ne caractérise pas cependant l'endoderme des Phrynes, mais se manifeste chez toutes les espèces dont les œufs contiennent un vitellus nutritif (1).

(1) Ce chapitre pourrait peut être suggérer l'idée qu'il a été écrit à tâtons; le lecteur qui éprouverait cette impression serait parfaitement dans le

IV. — ASPECT GÉNÉRAL DES EMBRYONS DE *CHARON AUSTRALIENSIS* L. Koch

En étudiant les œufs de ce stade sans avoir recours au grossissement, on remarque une traînée blanche, d'une largeur presque égale dans toute sa longueur. Elle parcourt non seulement tout le méridien du pôle céphalique au pôle anal, mais dépasse ce dernier à une certaine distance de l'autre côté de l'œuf.

La couleur blanche de la traînée en question n'est pas uniforme sur toute l'étendue de cette dernière ; on y distingue des lignes quelque peu plus foncées qui forment un dessin parfaitement régulier. Il n'est point difficile de reconnaître dans ce dessin les contours des bourgeons des pattes et des lobes céphaliques, qui sont en train de se développer.

A un faible grossissement, on voit l'œuf de ce dernier tel qu'il est représenté : 1° par la figure 3, qui montre le pôle céphalique avec les bourgeons des membres supérieurs et les lobes cérébraux ; et 2° par la figure 5, qui montre les bourgeons suivants et un lobe uni, terminal, qu'on peut nommer le lobe anal, qui termine la double série des bourgeons.

Examinant de plus près ces formations à partir du pôle céphalique, on constate que la partie blastodermique, qui recouvre ce dernier, est un peu plus large que la traînée ventrale des deux rangées de bourgeons, parce que les bords latéraux de cette partie sortent en dehors des lignes latérales qui longent la traînée blastodermique (fig. 4, 3 et 5). Cette partie polaire présente les futurs lobes céphaliques. Son bord libre est arrondi, mais le contour en est assez vague (fig. 3). La ligne médiane longitudinale qui la divise en deux moitiés égales est plus nette (fig. 3). Deux lignes perpen-

vrai : les premières étapes de ces formations m'ont manqué ainsi que leur développement ultérieur immédiat, par conséquent n'ayant ni le commencement, ni la continuation immédiate de cette évolution, il était très difficile de la décrire d'une manière plus précise et la mettre en rapport avec les études ultérieures.

diculaires à celle-ci, passent à une distance égale l'une de l'autre. Elles divisent chaque moitié de la partie polaire, ou chaque lobe céphalique, en trois parties presque égales entre elles (fig. 3).

Au-dessous de chaque lobe céphalique se trouve le bourgeon du premier membre céphalothoracique ou chélicère affectant la forme d'un bouton (fig. 3); une étroite traînée blanche, sépare les deux boutons latéraux.

Ensuite viennent deux rangées longitudinales de cinq plaques ou, ce qui revient au même, une rangée longitudinale de cinq paires de plaques. Les trois premières paires de ces plaques sont pareilles de forme et de dimension. Les deux dernières paires sont un peu moins larges. La forme des plaques est à peu près trapézoïde. Effectivement ces cinq paires de plaques représentent les cinq paires des membres céphalothoraciques qui se suivent après les chélicères.

Quant au lobe terminal ou anal, il est plus large que long et ses bords sont arrondis. Son contour est tout aussi vague que celui des lobes céphaliques.

Le bord externe des plaques n'est point tranché, mais plutôt vague comme il l'est dans les autres parties de cette traînée. Cela prouve que le blastoderme va assez loin dans sa tendance à recouvrir toute la périphérie de l'œuf (fig. 3, 4, 5).

Les œufs de ce stade ont été trouvés par M. Bouvier au Muséum, où ils avaient été envoyés de la Nouvelle-Calédonie, en 1881, par M. Bougier. Leur ancienneté est une des causes de la mauvaise réussite des coupes. Une autre cause paraît être la période du développement. En effet, il semble que les jeunes stades de la plupart des Arthropodes présentent des difficultés tout à fait spéciales pour les coupes.

En outre, la ponte de cette Phryne ne contenait qu'un petit nombre d'œufs et je n'ai pas eu la chance d'avoir au moins une seule bonne série de coupes. Toutes tombaient en miettes.

Quelques lambeaux de ces coupes se sont cependant

conservés par-ci par-là, et permettent de juger des détails de l'organisation interne, à ce stade, ainsi que d'en apprécier l'importance.

Ces lambeaux démontrent que les six paires de plaques ventrales présentent, non point les six paires de neuromères, comme on pourrait le supposer en raison de la ressemblance frappante qu'offre l'aspect extérieur de ce stade avec celui du stade de Scorpion où il y a huit segments, formés uniquement par les bourrelets nerveux. Ce n'est pas le cas pour le stade en question des Phrynes : les plaques représentent les appendices foliacés, repliés si étroitement vers la ligne médiane ventrale, que les pointes extrêmes de deux appendices situés vis-à-vis l'un de l'autre, ne laissent entre elles qu'une fente mince, et cachent ainsi les deux bourrelets nerveux, placés entre les deux membres correspondants.

Ce stade à six segments du *Charon australiensis*, par ses formations du côté ventral, correspond à un stade de *Theridium maculatum*, notamment à celui que la figure 22, représente en coupe transversale sur la planche II qui accompagne l'ouvrage de Morin sur le développement de cette Araignée. Cette même figure se trouve maintes fois reproduite dans le second volume de l'*Embryologie* de Korschelt et Heider (p. 589, fig. 374, *a* et p. 614, fig. 387, *a*).

D'après ces figures, le Theridium possède aussi les appendices repliés vers la ligne médiane du côté ventral, recouvrant ainsi les neuromères correspondants. Toutefois, il y a une différence d'âge assez grande entre ce stade du Theridion et celui du Charon, et tandis que les embryons de ce dernier sont en avance par le développement des bourrelets nerveux, dont chacun montre déjà trois invaginations ectodermiques externes, invaginations qu'on ne trouve point dans les bourrelets des embryons de la première espèce, les embryons du Theridium, d'autre part, présentent un développement plus avancé dans le feuillet mésodermique. On y trouve les deux couches de ce feuillet bien

réparées partout et déjà presque soudées du côté dorsal pour la formation du cœur.

Sous ce rapport, l'embryon de ce stade des Phrynes se rapproche davantage des embryons de la Limule, d'après les figures accompagnant l'ouvrage de Kingsley (stade fig. 39, fig. 47).

Dans les bourgeons des membres, pour les deux genres (Phryne et Limule), le mésoderme, en forme de deux couches adhérentes l'une à l'autre, comble tout l'espace de la cavité ectodermique dans chaque appendice.

Malheureusement, pas un seul morceau des coupes, qui donneraient une idée de l'état du développement des lobes céphaliques, au stade qui nous occupe ici, ne s'est conservé.

Quoique les lambeaux des coupes ne nous renseignent pas non plus sur le développement que présentent ici les feuillets embryonnaires du côté dorsal, le stade suivant nous permet de supposer que, du côté dorsal, le vitellus nutritif reste encore découvert.

V. — ASPECT GÉNÉRAL DES EMBRYONS DU *PHRYNUS CARACASANUS* SIMON

La figure 6 nous montre le tableau qu'offre le pôle céphalique de l'embryon à ce stade et la figure 7 nous le présente de profil.

On voit que tous les membres, ainsi que les lobes céphaliques et l'abdomen, sont formés et présentent un certain degrés de différenciation. Seulement, l'impression que produisent les membres est étrange : ils semblent être des sacs vides en dedans, ce qui les rend absoluments plats (fig. 7), par conséquent sans relief. C'est peut-être un effet de la conservation dans la poche ovifère, où les œufs de la même ponte sont excessivement serrés les uns contre les autres. Tous les membres ont l'air d'être collés les uns aux autres, de même qu'aux parois latérales du corps, tant ils sont aplatis contre les flancs de ce dernier.

La disposition des membres est très caractéristique; elle mérite notre attention. La base de la seconde paire de membres occupe la place ordinaire par rapport à la ligne médiane ventrale du corps. Les quatre autres paires d'appendices, au lieu de descendre directement le long du corps parallèlement à la ligne médiane ventrale, s'écartent de plus en plus vers le dos. Ainsi les deux lignes latérales qui longent, chacune de son côté, les bases des membres, au lieu d'être parallèles entre elles ainsi qu'à la ligne médiane transversale du corps, divergent vers les côtés, à tel point qu'elles forment une seule et même ligne (fig. 6) qui passe au-dessous des deux lobes céphaliques et qui est perpendiculaire à la ligne longitudinale du corps de l'animal.

Tout aussi remarquable est la disposition réciproque des appendices de chaque côté. Le second membre, dès le début de sa formation et jusqu'à la fin du développement de l'embryon, reste étendu dans toute sa longueur, penché vers le pôle anal.

Le troisième le suit, adhère intimement depuis la base du second, jusqu'à son extrémité libre. Mais le second membre est plus de deux fois moins long que le troisième et ce dernier, arrivant à l'extrémité libre du second, se recourbe en entourant ce bout et remonte vers les lobes céphaliques en se serrant contre l'autre côté du second appendice tout aussi intimement qu'il le faisait au commencement (fig. 7). A une petite distance avant d'arriver jusqu'aux lobes céphaliques, les deux extrémités de la troisième paire d'appendices — puisque de l'autre côté du corps de l'animal les membres correspondants font de même — se rencontrent, se touchent et côte à côte continuent à monter jusqu'au milieu de la longueur de la ligne médiane longitudinale des lobes céphaliques, en formant un cône (fig. 6).

Vient ensuite le quatrième membre, dont la base est coiffée par l'organe latéral. En sortant de sa coiffe, le quatrième appendice longe le côté voisin du troisième; il y adhère intimement, se courbe entourant le coude

de ce dernier et y cache son extrémité libre (fig. 7).

Le cinquième membre suit fidèlement le trajet de son voisin, le touchant tout le long, et cachant son extrémité sous le coude de ce dernier (fig. 7).

Enfin, le sixième membre, qui est aussi le dernier, suit tout aussi scrupuleusement le trajet de son voisin, en entourant le coude de ce dernier; toutefois il n'y cache pas sa pointe, mais l'envoie vers le pôle céphalique. Cette extrémité du sixième appendice monte donc frôlant les deux coudes de ses voisins — du cinquième et du quatrième appendices — atteint ensuite le troisième membre et côte à côte parcourt une certaine distance, puis arrive à la moitié de la longueur de l'extrémité libre de ce dernier (fig. 7).

Ainsi disposés et serrés au point de ne pas laisser même la moindre fente, les appendices cachent complètement les bords latéraux de l'abdomen. Quant à la pointe extrême de ce dernier, elle vient juste au-dessous du cône qui est formé par les extrémités de la troisième paire d'appendices thoraciques.

Entre la base de la seconde paire de membres et le lobe céphalique, de chaque côté de ce cône, se trouvent les chélicères affectant la forme d'un bouton rond, bombé (fig. 6).

Pour ce qui est des lobes céphaliques, on constate tout d'abord la disparition d'une des deux lignes qui divisent chaque lobe transversalement, ainsi que nous l'avons vu au stade précédent. Maintenant il n'en reste plus qu'une seule.

Nous aurons, plus tard, plusieurs fois l'occasion d'apprécier toute l'importance de cette disparition et d'en trouver l'explication, pour le moment nous nous bornons simplement à signaler le fait.

En dehors de ce trait, il n'y a pas de changement visible dans le développement des lobes céphaliques sinon que leur étendue est devenue plus grande.

L'ectoderme doit être très mince et bien transparent ; on croirait plutôt à son absence du côté dorsal. Cependant, il

recouvre le corps de l'embryon tout entier, comme les coupes le prouvent.

Le chorion adhère intimement à la périphérie de l'œuf dans tous les points.

VI. — ORGANISATION INTERNE DES EMBRYONS DU *PHRYNUS CARACASANUS* SIMON D'APRÈS LES COUPES

1. — MEMBRES

L'étude de ces embryons démontre que toute la force de l'énergie formatrice du développement embryonnaire, s'est concentrée du côté ventral. En effet, l'évolution des trois feuillets se présente très avancée dans la formation des membres, ainsi que dans toute la moitié ventrale du corps, tandis que c'est à peine si on trouve quelques représentants de ces feuillets du côté dorsal. L'ectoderme fait exception, puisqu'il revêt l'embryon tout entier.

La couche unicellulaire ectodermique est recouverte par une cuticule qui, sur la plus grande partie de la surface de l'embryon, se présente comme mamelonnée. Sur certaines parties du corps, elle affecte la forme de longues papilles très pointues et très serrées. Comme, à la dernière période du développement, nous retrouvons encore l'aspect de la cuticule tel qu'il s'est accusé à ce stade ; mais nous remettons son étude détaillée à la description de la dernière phase embryonnaire, pour ne passer ici en revue que les traits caractéristiques de la période embryonnaire qui nous intéresse maintenant.

L'ectoderme des membres manifeste, dans l'organisation de ses cellules, quelques particularités qu'on ne remarque nulle part ailleurs. Ces cellules sont excessivement vacuolées, ce qui augmente considérablement leur volume et, puisqu'elles sont très rapprochées les unes des autres, leur corps se trouve refoulé en dedans de la cavité du corps de l'animal, ce qui rend l'épithélium très haut (fig. 17 et

22, *cl*). Dans certains endroits, cette hauteur devient extraordinaire (fig. 22).

Sur tout le reste du corps de l'embryon, les cellules ectodermiques se présentent dans leur aspect et leur état le plus ordinaire.

Chaque appendice a la forme d'un doigt de gant, dans lequel serait librement suspendu un autre doigt, beaucoup plus étroit et plus court, contenant à son tour un troisième doigt plus court encore. Le premier représenterait l'ectoderme, le second le mésoderme et le troisième l'endoderme, qui n'occupe que la base du membre (fig. 15).

Le doigt le plus long et le plus large, le doigt externe, ou ectodermique, est aussi celui dont les parois sont les plus épaisses, parce que, comme il vient d'être dit, les cellules ectodermiques sont très hautes ici.

Le cul-de-sac mésodermique, qui est suspendu dans le sac ectodermique, n'adhère aux parois de ce dernier qu'à la base du membre, tandis que plus loin à l'intérieur il en est séparé par un espace libre. Ses parois sont d'une épaisseur inégale, tantôt formée, d'une couche unicellulaire (fig. 16), tantôt présentant des accumulations irrégulières de cellules, également mésodermiques. Dans le premier cas, les cellules sont nettement fusiformes; dans le second, elles sont fort serrées et en voie de multiplication très énergique, pour pouvoir conserver leur forme caractéristique. En effet, ces accumulations de cellules mésodermiques représentent les faisceaux de muscles futurs, et c'est pour cette raison qu'elles sont disposées en autant de groupes qu'il y aura de faisceaux dans l'appendice.

A cette période du développement, les membres de ces embryons, comme on le voit, sont munis de tous les tissus qui leur seront nécessaires pour leur formation complète, et le tissu nerveux, lui aussi, y envoie ses représentants, comme on peut le constater dans les coupes transversales (fig. 18). Cette ébauche de système nerveux est très petite; elle ne consiste qu'en quelques cellules nerveuses

suivies d'un nombre tout à fait insignifiant de fibrilles nerveuses qui sont en voie d'évolution même.

Cependant, cet état de choses ne se rencontre pas uniformément dans tous les membres de l'embryon. Les chélicères montrent un tout autre mode de formation. En premier lieu, c'est l'endoderme qui y manque. Ce fait n'est point dû au retard du développement de ces membres, mais simplement à leur organisation anatomique : ce sont les appendices dans lesquels les cæcums gastriques font défaut. Pour de tout autres raisons, le mésoderme se fait voir à peine dans les chélicères (fig. 22) et ne donne aucune idée de la puissance des faisceaux musculaires qui s'y développeront plus tard. C'est principalement les représentants de ce feuillet qui indiquent le retard dans le développement de ces membres. Quant à l'ectoderme, ses cellules y atteignent une hauteur extrême, qu'on ne voit nulle part ailleurs (fig. 22, *cl*). Quoique le neuromère des chélicères soit absolument au même degré de développement que tous les autres neuromères de la chaîne ventrale, on ne voit pas qu'il émette des fibrilles ou des cellules nerveuses vers la cavité du chélicère. Il est vrai que cette cavité, si petite, est presque complètement occupée par les hautes cellules ectodermiques dont la base touche, à peu près, la couche périphérique cellulaire du ganglion.

Passant en revue les coupes transversales de ce stade, on remarque, dans une coupe embrassant la base des chélicères, une protubérance impaire, très proéminente au dehors, qui occupe tout l'espace entre la base de ces appendices. Elle surmonte l'ouverture de la bouche et, par conséquent, représente la lèvre supérieure. Elle est visible sur trois ou quatre coupes successives.

Cette protubérance impaire est surmontée elle-même par une paire de protubérances, qui, sur les coupes, offrent l'aspect de deux dents qui montent vers le sommet de la tête en diminuant graduellement, comme le prouvent plusieurs coupes successives. On peut donc en conclure, que ces

deux dents ont l'aspect de deux crêtes qui adhèrent intimement à la lèvre et remontent vers le pôle céphalique en s'abaissant.

Ici, au pôle céphalique, elles aboutissent à l'angle de l'invagination ectodermique dorsale qui sépare les deux plis semi-lunaires latéraux du cerveau.

Ces trois formations : la lèvre supérieure, les deux protubérances qui la surmontent et l'invagination impaire ectodermique dorsale, semblent être intimement liées entre elles.

2. — Appareil digestif

Les parties de cet appareil se sont à peine ébauchées. L'invagination ectodermique, destinée à la formation du tube œsophagien, est à peine marquée par deux rangées de cellules cheminant entre les ganglions des chélicères, qu'elles séparent ainsi pour arriver à un tout petit cul-de-sac représentant l'œsophage (fig. 16, *œ*). Ce dernier est entouré par une couche d'éléments mésodermiques.

Sur ses côtés latéraux, on rencontre les cellules endodermiques, disposées en couche unicellulaire, qui, longeant la surface interne des neuromères de la chaîne ventrale, arrivent jusqu'à la base de chaque appendice. En entrant du côté ventral dans ce dernier pour y former un cæcum, l'endoderme en sort du côté opposé pour se diriger vers le dos de l'embryon.

La couche endodermique formant le cæcum dans l'article basilaire des membres thoraciques est constituée par une rangée de cellules assez serrées, tandis que, en dehors de ces culs-de-sac, les éléments du feuillet interne sont si épars qu'on reconnaît avec difficulté leur contiguïté réciproque (fig. 15).

Partout l'endoderme est suivi du mésoderme, tantôt à une certaine distance, dans les cæcums des membres, et tantôt en couche contiguë, sur les côtés latéraux de l'animal. Dans ce dernier cas, les trois feuillets sont très intimement rap-

prochés entre eux (fig. 15, 16 et 24) et comme les cellules mésodermiques sont très éloignées les unes des autres, on ne les y distingue qu'avec beaucoup de difficulté.

3. — Mésoderme

Les éléments de ce feuillet se présentent, à ce stade, groupés en deux bandes latérales déjà très larges. Elles longent les deux côtés du corps de l'embryon depuis le pôle céphalique jusqu'au pôle anal. Elles se touchent, ces deux bandes, sur la ligne médiane ventrale du corps de l'embryon.

Chacune des deux bandes est formée de deux couches cellulaires très serrées l'une contre l'autre sur toute l'étendue de la bande. Elles se détachent pourtant l'une de l'autre en entrant dans la cavité des membres thoraciques, comme il vient d'être décrit plus haut.

Mais ayant fait ces dépressions dans la cavité de tous les membres, la bande à double couche d'éléments mésodermiques, intimement liée, continue son élargissement vers le côté dorsal de l'embryon. La même chose des deux côtés de l'embryon se produit, cela va sans dire, simultanément; cependant un grand espace sépare les deux bandes latérales sur le dos de l'embryon où elles doivent se rencontrer et se souder beaucoup plus tard.

4. — Système nerveux

Le système nerveux s'est accusé dans son entier depuis le pôle céphalique jusqu'au pôle anal. Au premier, les deux parties (droite et gauche) du cerveau, tout en gardant encore leur indépendance parfaite vis-à-vis l'une de l'autre, montrent cependant une très grande tendance à se rapprocher; elles se touchent presque au-dessus de l'œsophage.

Mais l'invagination de ce dernier, ayant glissé entre les deux parties presque en train de se souder (fig. 17), semble

avoir donné une forte impulsion à leur écartement réciproque, car, dès ce moment, les deux parties commencent à diverger en s'avançant vers le pôle anal. Dans la région abdominale, l'écartement est si grand que les neuromères ventraux occupent juste les bords latéraux de l'embryon (fig. 15, *sn'*). Enfin, derrière le pôle anal, par conséquent du côté dorsal, les deux traînées nerveuses se réunissent non pas en longueur, mais comme les extrémités de deux lignes absolument opposées l'une à l'autre (fig. 20, *sn''*).

Cet écartement est d'autant plus inattendu que, dans le stade précédent, comme nous l'avons vu, les bourgeons des membres des deux côtés du corps de l'embryon, et par conséquent les deux traînées des ganglions ventraux qui s'y trouvent cachés, sont parallèles et que les traînées de ganglions nerveux semblent se toucher sur la ligne médiane ventrale de l'embryon. Il est évident qu'après ce stade, par lequel l'aspect extérieur des embryons des Phrynes ressemble à celui des Scorpions, le développement embryonnaire traverse une crise à la suite de laquelle le plan d'évolution de l'aspect extérieur se modifie dans le sens du type aranéide.

Il est à regretter que le stade le plus proche de celui du début des bourgeons des membres (fig. 3, 4 et 5), (stade important qui nous aurait renseigné sur cette question intéressante de la formation de l'abdomen et de la courbure du corps de l'embryon, fasse défaut dans cette histoire du développement des Phrynes.

On peut cependant supposer que cette formation de l'abdomen se produit simultanément avec la courbure, et que cela a lieu dans l'intervalle qui sépare ce stade de celui du précédent. Cet intervalle est assez grand à en juger d'après les progrès dans le développement de l'embryon.

D'où vient donc cet écartement si énorme et si inattendu des cordons nerveux des Phrynes?

Il me semble que l'hérédité, cette cause primaire, qui n'est comparable à aucune autre par la puissance et le rôle

qu'elle joue dans l'embryologie, que l'hérédité, dis-je, à elle seule suffirait pour expliquer ces deux faits indépendants l'un de l'autre, quoique simultanés et également intéressants : l'écartement des deux troncs nerveux ventraux et le renversement de l'enroulement de l'embryon.

Pour ce qui concerne l'hérédité dans l'écartement des deux cordons nerveux des Phrynes, il est naturellement très difficile d'indiquer d'une manière précise de quel ancêtre elle descend. Mais s'il est difficile de signaler la transmission d'un trait héréditaire directement de tel ou tel proche parent, néanmoins on peut trouver les types porteurs de ce trait caractéristique, desquels on peut, avec une probabilité plus ou moins grande, voir dériver cet écartement.

Ces types se présentent d'eux-mêmes à l'esprit : ce sont les Décapodes à l'état embryonnaire, l'Apus et la Limule qui, à l'état adulte, offrent par conséquent un écartement énorme des deux moitiés du système nerveux ventral, ce caractère du système nerveux est permanent dans les deux derniers types. L'importance de ce fait suffit pour venir à l'appui de cette idée d'une transmission héréditaire de l'écartement embryonnaire des deux troncs nerveux des Phrynes.

Il est curieux de voir qu'au début, chez les Phrynes, il dépasse de beaucoup l'écartement de la Limule. Mais, tandis que, chez cette dernière, il reste permanent, chez les Phrynes, malgré ses dimensions plus grandes à l'époque embryonnaire, il n'est que transitoire et, vers le dernier stade du développement, on chercherait en vain quelque trace de sa présence.

Mais on pourrait, au besoin, descendre même beaucoup plus bas, vers une époque bien plus éloignée et plus obscure pour trouver en germe cette transmission héréditaire de l'écartement de deux troncs nerveux. On rencontre cette particularité du système nerveux chez plusieurs types des Crustacés et même chez les Péripates et les Annélides.

Je considère ce fait comme un antécédent bien normal, et bien puissant pour donner une impulsion à l'écartement des traînées nerveuses latérales des Phrynes.

Cependant cette impulsion ne serait peut-être pas assez forte pour produire, à elle seule, cet énorme écartement des cordons nerveux ventraux qui est si caractéristique pour les Arachnides et surtout pour les Aranéides.

Il est incontestable qu'un autre moteur vient aider à la cause primaire pour augmenter l'intensité du phénomène de l'écartement héréditaire.

Cette seconde cause se trouve dans les circonstances qui accompagnent le renversement de l'enroulement de l'embryon dont la période coïncide avec celle de l'écartement. Chez les Phrynes, comme chez les Aranéides, le renversement de l'enroulement intervient pour augmenter l'écartement primitif des cordons nerveux d'une manière passive et grâce à deux circonstances : la longueur des troncs nerveux et le volume du vitellus nutritif.

La longueur du système nerveux ou, ce qui revient au même, la croissance qui ne correspond point à celle de la ligne médiane de l'abdomen, doit jouer un rôle important dans ce cas. Il suffit de comparer les figures 16 et 24 entre elles, pour apprécier à quel point, la traînée nerveuse dépasse en longueur la ligne médiane ventrale. Effectivement, comme le renversement de l'embryon du côté ventral et la croissance du système nerveux se produisent simultanément, et comme les deux traînées du système nerveux ont déjà reçu l'impulsion pour s'écarter en poussant en longueur, faute de place, ces dernières reculent en s'écartant vers les côtés latéraux correspondants, unique espace qui leur reste pour s'étendre.

Le volume du vitellus joue certainement un rôle considérable dans l'élargissement de l'écartement primitif des troncs nerveux ventraux. Effectivement, si le volume du vitellus avait été moindre, ou, ce qui revient au même, si le développement des formations du côté ventral était plus puissant, la courbure n'amènerait peut-être point un aussi grand élargissement de la fente ventrale primitive. Les embryons de Phrynes le prouvent suffisamment : l'écar-

tement augmente considérablement vers la partie caudale, tandis qu'il est moindre dans la partie thoracique, où le développement embryonnaire est plus puissant. Les troncs nerveux eux-mêmes sont très larges et les membres thoraciques sont aussi assez développés. Il n'en est pas de même, dans la région caudale ; les troncs nerveux, en s'amincissant toujours, deviennent insignifiants dans cette région ; quant aux appendices abdominaux, c'est à peine si on en trouve de faibles traces. Par conséquent, le vitellus, cette matière absolument rigide et dure, agissant d'une manière purement (passive) mécanique, par la pression, augmente la fente ventrale, là surtout où il rencontre le moins de résistance.

Mais la cause de l'enroulement de la bandelette primitive du côté dorsal et le renversement de l'embryon du côté ventral, qui vient après, n'est elle-même qu'héréditaire et cet héritage est des plus éloignés. On ne le rencontre pas tout d'abord chez les Pédipalpes. Il faut descendre l'arbre phylogénitique des Arthropodes très loin, avant d'y trouver des types qui nous montrent, dans la période embryonnaire, les deux mêmes phénomènes inséparables : l'enroulement et le renversement.

On les rencontre chez plusieurs types de Crustacés et d'autres Arthropodes. Il est naturellement très difficile de dire par quelle forme intermédiaire ce caractère héréditaire a été transmis aux Phrynes. Mais l'ignorance de cette forme intermédiaire ne nous empêche point de rattacher l'enroulement et le renversement des embryons des Phrynes aux mêmes phénomènes que chez les Crustacés.

Cette manière de voir diffère cependant de celle de tous les auteurs qui ont eu l'occasion d'étudier ces deux moments si intéressants et si caractéristiques du développement embryonnaire des Arachnides : l'écartement des troncs nerveux et le renversement de l'enroulement de l'embryon.

Claparède interprète l'écartement des cordons nerveux et le renversement de l'enroulement par un fait du caractère purement passif : le vitellus nutritif fait hernie par la fente,

qui s'est produite entre les troncs nerveux, et passe tout entier par cette fente.

C'est plutôt la description du procédé que son explication, et la cause de l'écartement nous reste tout aussi inconnue qu'elle l'était auparavant.

La conception de Salenski est absolument du même genre que celle de Claparède.

Barrois apporte des explications très détaillées. Mais il suffit de dire que l'auteur admet trois causes différentes pour le même phénomène qui s'effectue simultanément dans trois parties différentes du corps de l'animal, pour comprendre que cette manière de voir exclut toute discussion.

Balfour prétend que le développement de la partie dorsale de l'embryon repousse la bandelette primitive vers le côté ventral (et il est parfaitement dans le vrai en ce qui concerne le procédé du renversement, mais cela n'explique nullement l'écartement qui le précède) et la force de se plier en deux, en produisant en même temps, faute de place, l'écartement des deux troncs nerveux.

Le développement embryonnaire des *Geophilus* détruit cette conception de Balfour. Le renversement de l'enroulement de l'embryon s'y produit sans amener l'écartement des troncs nerveux. J'ajoute que c'est aussi un exemple excellent pour montrer que le volume du vitellus nutritif, à lui seul, ne peut pas non plus produire la fente ventrale dans le système nerveux, là ou elle n'existe pas formée d'avance.

On peut indiquer encore un cas contraire, c'est celui des Péripates. Les embryons de cette espèce ne passent point par le stade de l'enroulement de la bandelette primitive sur le dos, par conséquent il n'y a pas non plus de stade de renversement du côté ventral ; le côté dorsal se développe graduellement, l'embryon se couche du côté ventral comme tant d'autres embryons d'espèces et de classes différentes ; et tandis que ces derniers traversent ce stade de courbure ventrale, sans le moindre écartement des troncs nerveux, il y a cependant un écartement chez les embryons des Péripates,

écartement qui se maintient chez ces animaux à l'état adulte.

Morin prend pour cause de l'écartement des cordons nerveux, le développement des somites vers le côté dorsal.

Je n'entre pas dans la discussion des données qu'apporte cet auteur à l'appui de son idée. Je ne le fais que par la seule raison que chez les embryons des Phrynes, le développement des somites n'a pas lieu ; le mésoderme du moins, dans les stades que nous avons pu étudier, se présente en deux bandes latérales qui, comme telles ne pourraient faire ce que l'auteur attribue aux véritables somites. Puisque dans le développement embryonnaire de toutes les espèces chez lesquelles les deux phénomènes en question ont lieu, ils doivent avoir invariablement la même cause, il est évident que pour le Theridion la cause sera la même que pour les Phrynes.

Il était donc tout naturel, vu tous les efforts des différents auteurs pour expliquer ces deux phénomènes de la vie embryonnaire par le développement embryonnaire de l'espèce elle-même, il était, dis-je, tout naturel de chercher un principe général, applicable sans distinction à toutes les espèces de toutes les classes où les deux phénomènes ont lieu comme moment transitoire dans le développement embryonnaire et où l'écartement reste comme caractère permanent à l'état adulte.

Ce principe c'est l'hérédité, qui se manifeste partout dans l'univers et auquel le végétal tout autant que l'animal ne peut se soustraire.

La différenciation histologique du système nerveux des Phrynes offre un trait tout à fait particulier, qui loin d'être général est cependant commun à beaucoup d'espèces, comme cela a été démontré par plusieurs auteurs.

Ce trait consiste en ce que l'ectoderme des bourrelets primitifs, au lieu de se diviser en deux couches, l'une superficielle ou dermatogène et l'autre profonde ou gangliogène, comme l'avait décrit Viallanes pour certains Articulés, prend tout entier part à la différenciation histologique du système nerveux céphalique ainsi que ventral.

Cela se produit de la manière suivante : toute la couche périphérique des bourrrelets nerveux donne de nombreuses invaginations qui s'enfoncent dans l'épaisseur des bourrelets (fig. 20, 21, 25, 22), et prend part à la formation des fibrilles nerveuses. Ainsi, les cellules périphériques du bourrelet, qui, chez d'autres Arthropodes, représentent l'ectoderme, sont les cellules nerveuses chez les Phrynes, et les bourrelets nerveux de ces dernières, durant tout le développement embryonnaire jusqu'à la dernière phase, restent à nu, c'est-à-dire qu'ils ne sont point recouverts par la couche ectodermique comme toutes les autres parties du corps, et comme ceci a lieu pour le système nerveux des embryons de tant d'autres animaux.

Ce mode de différenciation histologique du système nerveux, contribue beaucoup à augmenter son épaisseur et sa largeur. Effectivement, les dimensions des ganglions des Phrynes, dans ces deux directions, sont tout à fait exceptionnelles, mais leur procédé de développement nous les explique et les rend naturelles (fig. 20, 24 et 25).

Les diverses dimensions des cellules, de même que leur aspect général, nous prouvent d'une manière tout à fait évidente que nous n'avons pas ici affaire à une simple invagination d'une ou deux cellules, mais que toutes les cellules périphériques s'invaginent et, en même temps, se différencient en substance nerveuse blanche, ou en fibrilles nerveuses qui sont les éléments définitifs du système nerveux (fig. 25, *epn*).

Ce mode de développement du système nerveux par invaginations ectodermiques externes a été remarqué et décrit chez les diverses espèces par plusieurs auteurs, par conséquent il ne présente rien de nouveau, sinon une espèce de plus chez laquelle on le rencontre et où il se manifeste très nettement.

Il y a toutefois une différence entre les données de tous les auteurs qui ont étudié ce fait et les résultats de mes études ; ainsi, tous les auteurs qui ont observé le phéno-

mène en question, sont d'accord pour affirmer que la périphérie des bourrelets nerveux, ayant reçu une ou plusieurs invaginations de la couche ectodermique qui les recouvre, après la fermeture des invaginations, s'en détachent plus tard, complètement. Evidemment, ce même ectoderme ayant donné les invaginations en question, se ferme très vite au-dessus de ces dernières et continue ainsi à recouvrir la périphérie des bourrelets tout comme il le faisait avant la formation des invaginations.

Or, ni ce recouvrement des bourrelets, ni leur détachement de cette couverture ectodermique n'ont lieu chez les Phrynes et, par la seule raison que toutes les cellules ectodermiques qui donnent naissance aux bourrelets nerveux passent dans les invaginations, il n'en reste pas une seule et la périphérie des bourrelets nerveux est à nu pendant très longtemps.

La formation des ganglions cérébroïdes, ainsi que de la chaîne ventrale, est des plus compliquées. Une multitude d'invaginations ectodermiques externes, de concert avec celles qui ont lieu du côté interne, contribuent à l'organisation des lobes de diverses formes et de dimensions différentes, qui constituent les ganglions du système nerveux (fig. 18, 22, 24 et 25).

En étudiant les coupes longitudinales de ce stade, on parvient à se faire une idée assez précise de la forme des neuromères qui constituent le système nerveux céphalique.

Les quatre figures 18, 21, 22 et 24, faites d'après des coupes très rapprochées, formeront une seule et même série de coupes longitudinales de ce stade, et aideront à comprendre la description du cerveau que nous allons donner.

Dès le premier coup d'œil, on remarque que le développement du système nerveux céphalique se fait d'une manière très abrégée et raccourcie. Toutes les invaginations sont très serrées, ayant la forme de fentes excessivement étroites.

Dans les coupes indiquées ici, on remarque deux parties préœsophagiennes très inégales par leur volume : l'une

très petite, terminale et dorsale, de forme à peu près triangu laire; l'autre beaucoup plus volumineuse, adhérant intimement d'un côté à la partie terminale, de l'autre au neuromère du chélicère.

En étudiant successivement l'une après l'autre les quatre figures indiquées, on constate que la première partie du cerveau a l'air de s'être formée par une invagination externe très profonde, qui, à ce stade, se présente déjà complètement fermée. On voit aussi que la paroi interne de cette invagination a eu trois plis ou deux invaginations secondaires plus petites. C'est précisément ces trois plis internes qui produisent la forme triangulaire (en section longitudinale) de cette partie terminale dorsale du cerveau.

Vient ensuite, en se dirigeant vers la bouche, la seconde partie du cerveau très volumineuse et très compliquée. Effectivement, elle est formée par des invaginations externes. Du côté dorsal, cette seconde partie du cerveau se présente arrondie, la ligne de démarcation étant convexe vers la partie terminale. Dans certaines coupes, on remarque une fente qui sépare l'une de l'autre ces deux parties du cerveau et, quoique, dans d'autres coupes (celles qui se rapprochent de la ligne médiane longitudinale du corps), elles se touchent, on voit aisément qu'elles sont parfaitement distinctes et indépendantes l'une de l'autre.

Le troisième stade du développement des Phrynes, que nous étudions ici, peut être considéré comme la période du commencement de la différenciation de la substance blanche nerveuse. Elle y est déjà marquée dans certains neuromères, quoique d'une manière très faible.

Pour en finir avec les détails concernant la partie terminale du cerveau, il nous reste à démontrer que le fait signalé plus haut de la disparition à ce stade d'une des deux lignes transversales qui, au second stade, partageaient la périphérie de chaque loge céphalique en trois parties transversales, dépend directement des modifications dans la forme de la partie terminale du cerveau.

En effet, nous avons pris connaissance du mode de formation de cette partie au moyen d'une invagination externe très profonde. Nous avons vu aussi que cette invagination a dû avoir lieu au second stade parce que, au stade qui nous occupe ici et qui est le troisième, cette invagination est fermée complètement. Comme la disparition de la ligne périphérique coïncide avec la fermeture de cette invagination, et comme cette dernière devait absolument être marquée par une ligne périphérique dont la position coïncide avec celle de l'invagination qui a disparu, nous pouvons affirmer, avec beaucoup de probabilité, que cette ligne disparue marquait justement l'invagination de la partie terminale, qui a eu lieu au stade précédent. L'invagination une fois fermée, son indice externe aussi s'est atténué. La formation de cette partie du cerveau est donc des plus précoces.

De la fermeture précoce de cette invagination résulte encore un trait qui caractérise particulièrement la partie terminale du cerveau à ce stade : une fois fermée complètement, cette invagination a été recouverte par le tégument comme toutes les parties externes du corps de l'embryon. L'importance de ce fait ressort tout de suite si nous nous rappelons ce fait intéressant indiqué plus haut, que sauf cette partie, les ganglions de tout le système nerveux à ce stade restent à nu et le seront aussi encore très longtemps.

Nous n'avons parlé de la seconde partie du cerveau, que pour préciser les limites et les particularités de la partie terminale. Cette seconde partie du cerveau mérite pourtant notre attention tout autant que la première, ou terminale, et nous allons nous en occuper.

Nous avons eu l'occasion de remarquer, en passant, que cette seconde partie est, elle aussi, compliquée, parce qu'on y distingue deux invaginations. Elle occupe tout l'espace compris entre la partie terminale dorsale d'un côté et le neuromère du chélicère de l'autre (fig. 16, 18, 21, 24).

Dans les coupes présentant les invaginations frontales de

cette partie du cerveau, nous voyons que ces invaginations ne sont pas encore fermées, c'est-à-dire que l'ectoderme et la cuticule y font défaut (fig. 22 et 24) — caractère qui distingue essentiellement cette partie du cerveau de la partie terminale recouverte déjà par le tégument du corps.

Passant en revue toujours les mêmes coupes longitudinales de ce stade (fig. 16, 18, 21, 22 et 24), on se rend compte de la position ou de la direction des invaginations de cette pertie médiane du cerveau. Chaque invagination a pour point de départ la ligne médiane frontale ou son voisinage plus ou moins immédiat. Aucune ne s'enfonce dans la direction perpendiculaire à la périphérie de la tête, mais toutes suivent une ligne oblique, qui, tout en s'enfonçant, se dirige vers le côté (il va sans dire que cela se répète des deux côtés de la tête).

On voit aisément que le développement de ces invaginations a dû commencer au stade précédent, parce que ces plis primaires ont eu le temps de donner naissance aux invaginations secondaires, circonstance très fâcheuse pour l'observateur, parce que ces invaginations secondaires sont un très grand obstacle lorsqu'il s'agit de préciser le nombre des invaginations primaires. On peut dire seulement, d'une manière plus ou moins certaine, qu'il y a eu trois grandes invaginations primaires qui ont donné lieu au même nombre de neuromères. Mais chaque invagination s'est divisée d'une manière plus ou moins compliquée.

Certaines coupes longitudinales, précisément celles qui ont passé par les côtés latéraux de l'embryon, nous renseignent sur l'aspect périphérique du tégument de la tête. L'étude en est instructive et particulièrement intéressante.

Dans une coupe longitudinale qui a passé par la base du chélicère, on remarque un pli tégumentaire si insignifiant, qu'il pourrait facilement passer inaperçu. De forme, ce pli ressemble tout à fait au chélicère, un peu du côté externe.

Il paraît très probable que ce pli n'est autre chose que le rudiment d'antennule des Crustacés. Il est très petit à ce

stade et nous le retrouverons au stade suivant sans aucun changement de forme ou de dimension. Mais ce sera aussi le dernier moment de son existence, car les plus faibles vestiges de ce rudiment disparaissent complètement au dernier stade.

Ce petit rudiment surmontant le côté externe de la base des chélicères, à son tour est surmonté, et également vers le côté externe, par un appendice un peu plus grand, lamelliforme, qui s'étendant par-dessus le rudiment antennulaire, touche avec sa pointe libre la base du chélicère. La cuticule recouvrant cet appendice foliacé représente la continuation du tégument de la partie terminale de la tête. La base de cet appendice se trouve du côté dorsal, tandis que son extrémité libre est dirigée vers la base du chélicère.

Cet appendice foliacé n'est autre chose qu'un pli transversal du tégument qui recouvre le front depuis la ligne médiane longitudinale de la tête jusqu'à la base du chélicère. Le pli (c'est-à-dire son bord libre) est incliné vers la bouche. Il est très profond et épais à la base du chélicère et s'amincit et se raccourcit en s'approchant de la ligne médiane de la tête.

Nous avons dit que cet appendice surmonte le rudiment que nous croyons être les restes de l'antennule des Crustacés. Ainsi, du côté latéral de la tête, ce petit rudiment antennulaire comble l'espace entre la base du chélicère et l'appendice lamelliforme ou foliacé. Mais cette disposition ne se présente que dans deux coupes successives. Dans les coupes suivantes (en se rapprochant de la ligne médiane de la tête) le rudiment antennulaire disparaît et l'appendice lamelliforme se trouve au-dessus des invaginations ganglionnaires de la seconde partie ou partie médiane du cerveau.

Dès à présent nous pouvons dire que l'appendice lamelliforme, et précisément sa partie la plus épaisse, qui se trouve au-dessus du chélicère, représente l'ébauche de l'œil médian des Phrynes.

Nous avons dit que la partie médiane du cerveau produit

l'impression d'être formée de trois grandes invaginations primaires donnant naissance au même nombre de ganglions céphaliques.

Ayant examiné la formation des organes externes céphaliques, nous pouvons maintenant déterminer, du moins approximativement, la nature de l'un des trois ganglions céphaliques ou plutôt de son ébauche. Effectivement l'invagination la plus proche du ganglion du chélicère, donne naissance au ganglion de l'antennule, dont le rudiment surmonte la base du chélicère, le neuromère ainsi que l'appendice même de ce dernier sont à ce stade postœsophagiens encore.

Restent encore deux grandes invaginations céphaliques qui occupent l'espace entre le ganglion antennulaire et la partie terminale, mais nous remettrons leur examen à plus tard.

Pour compléter l'étude de la configuration du cerveau que nous venons de faire, d'après les coupes longitudinales, il nous reste à consacrer quelques mots à l'étude des coupes transversales, qui sont tout aussi instructives.

Dans la coupe transversale, qui a passé par le bord dorsal du cerveau, nous voyons deux plis transversaux, semi-lunaires, convexes du côté dorsal et concaves du côté ventral. L'extrémité interne de chaque pli descend côte à côte et aboutit à l'ectoderme de la ligne médiane ventrale en y faisant une protubérance. Dans la coupe suivante, cette protubérance se bifurque en deux petites dents qui deviennent plus grandes et plus saillantes à mesure qu'elles s'approchent davantage de la bouche. Sept coupes successives nous le démontrent d'une manière très nette.

Les deux plis semi-lunaires sont indépendants l'un de l'autre ; une invagination longitudinale très profonde les sépare complètement. C'est précisément cette invagination longitudinale médiane qui divise la protubérance, d'abord impaire, en deux dents ou deux crêtes. Cette invagination se dirige du côté dorsal, vers la bouche. Dans les coupes successives (en descendant vers le pôle anal) elle prend la forme d'un triangle dont le sommet est tourné vers la ligne

médiane frontale, tandis que la base regarde le côté dorsal de l'embryon et adhère au vitellus nutritif. Les deux côtés latéraux de ce triangle sont formés par les parois externes dorsales des deux plis semi-lunaires. Quant à la base de ce triangle, c'est-à-dire à son côté dorsal, il me semble qu'il est constitué par les parties profondes des deux plis semi-lunaires, qui se touchent là. Sous le rapport histologique, ce triangle est formé par des cellules qui ne se distinguent en rien des cellules nerveuses.

En descendant toujours, ce triangle nerveux aboutit enfin au cul-de-sac œsophagien, qui s'est accusé déjà. Ce triangle n'est autre chose que la partie terminale du cerveau.

Ainsi deux crêtes, chacune étant la continuation directe périphérique du pli semi-lunaire correspondant, sont complètement séparées l'une de l'autre intérieurement tout autant qu'extérieurement. En s'approchant de plus en plus de la bouche, elles deviennent plus saillantes et divergent davantage l'une de l'autre. A un certain endroit, où les deux crêtes divergent le plus, on remarque entre les deux une toute petite saillie médiane externe. Elle devient plus proéminante à chaque coupe qui suit et en même temps les deux crêtes diminuent brusquement et disparaissent, tandis que la saillie médiane se présente maintenant comme une protubérance externe très prononcée. Encore quelques coupes plus bas, et on voit que cette saillie surmonte l'ouverture de la bouche, par conséquent qu'elle représente la lèvre supérieure.

Quoique ce soit les coupes que nous étudions, on comprend, il me semble, que les crêtes, certaines parties des deux plis semi-lunaires, et la lèvre supérieure sont des formations périphériques et que si les œufs étaient d'un volume plus considérable il aurait été possible de les voir *in toto* sur les embryons. Malheureusement les œufs de cette espèce sont trop petits pour favoriser l'étude *in toto* de ces formations, qui même dans les coupes, et à un grossissement considérable, sont encore minuscules.

Ces coupes nous prouvent aussi qu'un rapport très intime

existe entre chacune des deux crêtes médianes et l'appendice lamelliforme du côté correspondant. La cuticule qui recouvre ces formations présente une couche continue. Nous pouvons donc dire que la base de chaque appendice lamelliforme touche la base de la crête correspondante, le tout présentant un pli de chaque côté de la tête, dont les deux extrémités libres, la crête et l'appendice lamelliforme, sont très proéminantes, tandis que la partie moyenne est très basse (ou étroite). Ce pli de chaque côté de la tête recouvre les neuromères céphaliques latéraux et ceci concorde parfaitement avec la position de l'appendice lamelliforme par rapport aux neuromères céphaliques, comme nous l'avons constaté d'après l'étude des coupes longitudinales.

Dans la cavité de chaque crête, on voit un petit ganglion rond qui, certainement, appartient à la proéminence représentant la crête. En supposant que les crêtes sont le rudiment du rostre des Crustacés, auquel elles ressemblent par leur position tout autant que par leur forme, nous aurons donc deux petits ganglions rostraux.

Toute la partie latérale, de chaque côté de la tête au niveau de la lèvre supérieure, est occupée par un ganglion énorme, trilobé, qui représente le ganglion optique et qui rappelle beaucoup celui des Crustacés (Décapodes) présentant peut être, conformément au cerveau des Phrynes, des invaginations un peu plus compliquées.

A ce stade chez les embryons des Phrynes, ce ganglion adhère à la fois à la base de l'œil médian (et par conséquent à l'extrémité externe de l'invagination semi-lunaire correspondante), et à l'ébauche de l'œil latéral, qui se trouve tout à côté.

La formation de l'œil latéral, en raison de sa position, n'est pas bien visible dans les coupes longitudinales et c'est pourquoi nous l'avons passée sous silence dans la description de ces coupes. Elle est presque identique à l'ébauche de l'œil latéral de la Limule, comme il est représenté sur l'une des figures accompagnant l'ouvrage de Watase

(Korschelt et Heider, p. 525, fig. 340) avec cette différence que, chez les Phrynes, les deux invaginations de l'ectoderme très épais sont à peine marquées.

Il ne faut pas beaucoup d'attention pour s'apercevoir que tous les neuromères céphalo-thoraciques, sauf les deux neuromères occipitaux, ont devancé énormément le développement du système nerveux abdominal, et tandis que les premiers présentent l'aspect de vrais neuromères, le dernier affecte plutôt l'aspect de deux traînées nerveuses latérales, dans lesquelles on distingue à peine les limites des neuromères futurs.

VII. — ASPECT GÉNÉRAL DES EMBRYONS DU *PHRYNISCUS BACILLIFER* GERSTAEKER

Cette espèce est de très grande taille ; voilà pourquoi ses embryons, comparés à ceux des stades précédents, paraissent énormes (fig. 8 et 9).

Dès le premier coup d'œil, on s'aperçoit que ces embryons, par rapport aux stades décrits, ont fait beaucoup de progrès dans le développement externe du corps.

Quoique ce dernier soit encore bien replié, cependant l'abdomen paraît être quelque peu délimité du céphalothorax, — fait dont on ne voit aucune trace, même très faible, dans le stade précédent. En effet, si l'on examine l'embryon du *Ph. bacillifer* du côté dorsal, on voit aisément deux excavations latérales, disposées immédiatement au-dessous de la dernière paire de membres céphalothoraciques, c'est-à-dire à la limite future de l'abdomen et du céphalothorax. On la voit, cette excavation, tout aussi bien sur l'embryon de profil (fig, 8). D'après ses dimensions, on peut dire qu'elle ne date pas de très longtemps.

Les bords latéraux de l'abdomen sont encore cachés par les membres (fig. 8) comme ils l'étaient au stade précédent ; toutefois, ils n'y adhèrent plus aussi intimement.

Les membres céphalothoraciques ont gagné beaucoup en

épaisseur, ce qui fait penser que le développement interne du mésoderme a fait de grands progrès. Ceci leur donne plus de relief, ils sont devenus plus cylindriques et plus détachés les uns des autres.

On y remarque même quelques tendances vers la formation des articulations (fig. 8). C'est surtout la seconde paire des membres céphalothoraciques qui le montre d'une manière plus évidente (fig. 8). On peut y reconnaître l'article basilaire, qu'un enfoncement transversal circulaire délimite du second article ; de même, ce dernier est absolument distinct du reste de l'appendice.

Pour les autres appendices, on ne peut constater que de faibles traces d'une délimitation de l'article basilaire. Dans la troisième paire de membres, ce dernier est complètement caché par l'organe latéral, qui a atteint le maximum de son développement (fig. 8).

Les bouts de tous les appendices céphalothoraciques sont toutefois arrondis, membraneux, ne présentant pas les moindres vestiges d'une formation de l'armure qui doit les garnir plus tard. A ce qu'il paraît, la chitinisation de la cuticule qui les recouvre n'a pas eu lieu encore.

Les chélicères ont augmenté un peu en volume; ils n'ont plus cet aspect de boutons ronds que nous leur avons connu au stade précédent. Ils affectent la forme d'un court cylindre, ceint d'un petit étranglement médian, faible marque de l'articulation future. Leur bout libre n'est point aminci comme celui des autres membres (fig. 8).

On ne trouve pas de changement progressif dans les lobes céphaliques. On ne peut pas dire s'il y a, oui ou non, un changement dans leurs dimensions, parce que les embryons du stade précédent appartiennent à une espèce différente, qui elle-même, tout aussi bien que ses œufs, se distingue par sa petitesse. La comparaison des volumes n'a donc point de valeur.

Mais la forme des lobes des embryons chez les diverses espèces du genre *Phrynus* — on peut même dire chez tous les Arthropodes — est à peu de chose près semblable, ce qui

permet de comparer entre eux les divers stades d'embryons appartenant à des espèces différentes de Phrynes.

Et nous y trouvons la forme des lobes sans changement aucun : les mêmes quatre lobes, que nous avons décrits pour les embryons du *Phrynus caracasanus*, nous les retrouvons presque sans modification dans les embryons du *Phryniscus bacillifer*, bien plus âgés que les premiers (fig. 6, 7 et 8).

Cependant, on se tromperait en supposant que cela tient à ce que leur développement s'est arrêté. En effet, une autre explication bien naturelle se présente d'elle-même. Dans les stades plus jeunes, les lobes céphaliques ont dans leur développement externe devancé tous les autres organes. Maintenant, toute la puissance de différenciation s'est concentrée dans l'intérieur, et ne consiste que dans la formation des éléments histologiques caractéristiques des organes. C'est la raison pour laquelle on ne trouve pas de différences dans leur aspect extérieur.

Cependant, une toute petite distinction externe se fait remarquer quand même. Elle concerne la ligne médiane divisant les lobes longitudinalement ; cette ligne a l'air d'être plus profonde, ce qui indique aussi que les lobes sont devenus plus bombés. Ceci s'applique tout aussi bien à l'autre ligne, qui sépare les lobes dans la direction transversale.

En examinant attentivement les embryons du *Phryniscus bacillifer*, on aperçoit encore un nouveau trait qui parle éloquemment du progrès accompli par le développement dans l'organisation interne. Notamment du côté dorsal de l'embryon, on remarque une ligne médiane blanche ; elle est interne et on ne peut la voir qu'en raison de deux circonstances favorables : d'abord, sa disposition immédiatement au-dessous des téguments du corps de l'animal ; et ensuite, la transparence de ces derniers. On y reconnaît tout de suite l'artère dorsale qui s'est accusée dans toute sa longueur.

Il va sans dire que les téguments se sont soudés du côté dorsal et présentent déjà une enveloppe tout unie, renfermant bien le corps entier.

Il me semble avoir épuisé les données que l'étude des embryons de ce stade, *in toto*, permettait de recueillir.

Mais avant de passer à l'examen des séries de coupes concernant ce stade, je veux dire quelques mots sur une anomalie qui se trouvait parmi les embryons du *Ph. bacillifer*.

Un des œufs a attiré particulièrement mon attention par son aspect extraordinaire, qu'on remarquait déjà à l'œil nu. Effectivement, il était étrange par son apparence, et l'examen au microscope en expliqua la cause. L'œuf renfermait deux jumeaux joints par leur dos. Leur développement était en retard par rapport aux autres œufs de cette même ponte. parce que le côté ventral paraissait être un peu plus avancé que celui du stade de *Ph. medius*. Quant au côté dorsal, il n'existait pas du tout (fig. 9). Pas le moindre vestige, en forme de sillon, qui indiquât la future séparation des deux jumeaux si, en tous cas, elle devait avoir lieu (fig. 9). Le dos n'existait point.

Mais certainement ce n'est pas tout ce qu'on trouve d'intéressant dans ces jumeaux. Ce qui frappe bien tout d'abord, c'est la disposition latérale des membres (fig. 9).

Rappelons-nous le second stade (fig. 3, 4, 5) représentant le début de la formation des membres, qui y sont à l'état de bourgeons. On les voit tous en deux rangées longitudinales, séparés par un sillon très profond, mais linéaire, occupant la ligne médiane de la surface ventrale de l'embryon.

L'abdomen, dans ce stade, n'est représenté que par le lobe terminal du blastoderme, n'offrant pas d'organisation visible et ne montrant aucune tendance à se courber comme il l'est dans le troisième stade.

Précisément, les jumeaux en question ne montrent pas non plus de traces de l'abdomen recourbé, tel qu'il l'est chez les embryons normaux de la même ponte (fig. 8 et 9).

Il n'est point différencié, et il est resté à la même période à laquelle nous l'avons vu dans le stade second (fig. 3, 4 et 5).

S'il fallait, comme le veulent plusieurs auteurs, attribuer au renversement de l'enroulement de l'embryon le rôle primaire et principal dans l'écartement des cordons nerveux ventraux, ce dernier n'aurait pas eu sa raison d'être chez les jumeaux en question, parce qu'ils n'ont pas traversé le stade de la courbure. Tous les membres thoraciques, ainsi que les bourgeons des appendices, auraient dû garder leur position primitive, c'est-à-dire bilatérale parallèle, tels qu'ils se présentaient au second stade.

D'après la position des membres thoraciques des jumeaux que nous étudions, on peut affirmer qu'ils ont néanmoins passé la phase d'écartement des neuromères de la chaîne nerveuse et des membres correspondants, parce que les deux rangées latérales de ces derniers ne sont pas tout à fait aussi parallèles entre elles qu'elles l'étaient au second stade. Cela prouve suffisamment, que la cause primaire de l'écartement des troncs nerveux n'est point dans le renversement de l'enroulement de l'embryon. Il faut la chercher dans l'hérédité.

VIII. — ORGANISATION DES EMBRYONS DU *PHRYNISCUS BACILLIFER* (D'APRÈS LES COUPES)

Le progrès de l'évolution dans l'organisation interne des embryons, se présente très inégalement réparti entre les divers organes : dans les uns, il est visible ; dans les autres, on en remarque à peine quelques traces.

1. — Appareil digestif

Le plus lent à se développer est le canal digestif et, comme c'est le cas général pour tout œuf contenant du vitellus nutritif, on se demande si ce fait ne dépendrait pas directement de la présence de ce vitellus nutritif, que les cellules endodermiques digèrent au fur et à mesure du développement embryonnaire. Évidemment chargées d'un travail double : celui

de nourrir tous les tissus — qui se sont accusés et qui n'ont d'autre fonction que leur propre différenciation, — et celui de se développer elles-mêmes, les cellules endodermiques restent en retard par rapport aux représentants des autres feuillets.

Les cellules endodermiques se sont déjà rangées en couches continues, qui enveloppent tout le vitellus nutritif; mais partout, sauf les deux parties qui entrent dans la cavité des membres, les parois de ce sac endodermique énorme adhèrent à la paroi mésodermique interne. Sur la ligne médiane dorsale, cependant, elles doivent s'écarter un peu à l'intérieur, pour faire place à l'artère dorsale qui entre en voie d'évolution.

La formation de l'œsophage s'est avancée beaucoup, mais cet organe se montre clos encore du côté du tube digestif. Quant au rectum, il n'est représenté que par une toute petite excavation ectodermique qui se fait voir à l'endroit de son développement futur.

2. — Organes d'origine mesodermique

Le progrès dans la différenciation des tissus d'origine mésodermique est beaucoup plus appréciable que celui du développement du feuillet endodermique. Dans les membres, les groupes de cellules mésodermiques que nous avons vu se former au stade précédent, se sont développés visiblement Le nombre d'éléments histologiques constituants s'est augmenté en telle proportion, que ces éléments se sont disposés en groupes qui remplissent à peu près l'espace de la cavité mésodermique qui était presque vide au stade précédent. Ces groupes occupent déjà la place des muscles futurs.

La couche de cellules mésodermiques qui tapisse la cavité viscérale s'est développée beaucoup, surtout dans la moitié supérieure de l'embryon. On voit bien que le nombre de ses éléments histologiques a augmenté considérablement, puisqu'ils se trouvent maintenant très rapprochés les uns des

autres, ce qui donne à l'aspect de la couche une continuité bien marquée.

Son développement plus grand, dans la moitié supérieure du corps de l'animal, s'explique aisément par ce fait que l'évolution de l'artère dorsale impaire, ou du cœur, débute plus près du pôle oral de l'embryon, et s'effectue en descendant.

Au stade précédent, comme nous le savons, il n'y avait pas trace de l'artère impaire, et à la période embryonnaire qui nous intéresse ici, elle s'est accusée tout le long du dos ; par conséquent son évolution a eu lieu dans l'intervalle qui sépare ces deux phases.

Donc, le début de sa formation nous échappe. Cependant, d'après ce que les coupes de ce stade-ci nous montrent, on peut tout de même dire, avec la plus grande probabilité, que cette formation n'a rien de particulier et qu'elle se produit absolument de la même manière que les auteurs l'ont décrite pour d'autres Arachnides. La bande mésodermique formée des deux couches cellulaires, d'abord intimement collée l'une à l'autre à un moment donné, se divise en deux couches parallèles, des deux côtés du corps de l'embryon. Ces couches se développent en s'avançant vers le côté dorsal de l'embryon à la rencontre l'une de l'autre.

Il en résulte que les bouts opposés des deux bandes mésodermiques présentant des culs-de-sac, s'approchent vers la ligne médiane dorsale, allant à la rencontre l'une de l'autre. Avant de se toucher, chaque cul-de-sac, en s'invaginant légèrement dans sa partie terminale dorsale, devient bifurqué, et ce sont les quatre (deux dans chaque cul-de-sac) bouts terminaux, qui se soudent pour former l'artère, dont la cavité est constituée par les deux dépressions des deux culs-de-sac mésodermiques opposés.

Mais en même temps que l'artère impaire se constitue par continuation directe en arrière, les deux artères céphalo-thoraciques se développent en remontant vers le cerveau.

D'après les données qu'on trouve dans les coupes de ce

stade, on peut admettre que la formation de ces deux vaisseaux a lieu de la manière suivante : à un certain endroit, la formation du cœur s'arrête et les deux dépressions mésodermiques opposées l'une à l'autre, dont la jonction réciproque donne naissance au cœur, s'invaginent davantage, chacune de son côté, et se ferment désormais séparément en formant un large tube de chaque côté; tubes qui tous les deux restent en communication avec la cavité du cœur.

La fermeture remonte toujours et, dans la figure 44, nous voyons ces deux grands tuyaux, enfermés chacun entre les deux couches mésodermiques qui leur ont donné origine, atteindre la région de l'œsophage (fig. 35 et 44).

Plus tard, les dimensions de ces deux vaisseaux diminueront considérablement et chacun d'eux présentera une artère de volume assez réduit, accompagnant l'œsophage (fig. 47).

La figure 44 fait voir que cette description des formations qu'elle représente laisse beaucoup à désirer. C'est aussi mon opinion. Je passe sous silence beaucoup de questions qui viennent toutes seules à l'esprit dès qu'on regarde cette figure. Mais je le fais avec regret, n'ayant pas de matériaux suffisants pour traiter, comme il l'aurait fallu, ces questions.

Je n'entre pas ici non plus dans la discussion de la différence qui se présente dans le développement des deux artères dorsales décrites ici pour les embryons des Phrynes, et celui des deux artères dorsales de *Limulus longispina*, telle qu'elle ressort de la description du développement de cette espèce, donnée par Kishinouye. J'espère revenir sur ce sujet plus tard.

Du côté dorsal, jusqu'à la région basilaire des membres, le mésoderme présente deux couches distinctes : splanchnique et somatique, bien divisées.

Pour finir avec les formations d'origine mésodermique, il nous reste à mentionner le début de la formation des muscles dorso-ventraux. Ces formations, par leur début,

ressemblent extrêmement au développement analogue des muscles dorso-ventraux des embryons de la Limule, autant qu'on en peut juger en comparant les planches données par les auteurs qui se sont occupés du développement embryonnaire de ce dernier animal (Watase).

Chez les embryons du *Ph. bacillifer*, nous trouvons à la base de chaque membro-céphalothoracique, et précisément du côté interne, une agglomération d'éléments mésodermiques, qui, à force de s'étendre vers le dos, prend une forme conique (fig. 38, *fmd*). Dans la partie abdominale de l'embryon, ces formations, bien moins développées, se trouvent à la base de chaque protubérance appendiculaire et également du côté interne.

D'après leur forme et leur mode de développement, ces muscles dorso-ventraux offrent une ressemblance frappante avec les formations mésodermiques correspondantes des embryons de la Limule. Cependant, la position de ces organes, dans les deux genres en question, n'est pas tout à fait pareille. En effet, tandis que chez les Phrynes ils occupent le côté interne de la base de chaque membre, chez la Limule ils se trouvent du côté externe de la base du membre. Il en résulte que, chez les Phrynes, la cavité basale des membres est largement ouverte vers le côté latéral de l'organe gastrique, qui y envoie se loger ses cæcums latéraux. On trouve tout autre chose chez la Limule : la cavité des membres est, pour ainsi dire, complètement bouchée par le développement de ce tissu mésodermique, et l'endoderme ne peut y envoyer ses cæcums latéraux.

Sous ce rapport l'*Ixodes calcaratus* montre probablement bien plus d'affinité avec les Phrynes, et il est à regretter que l'auteur, qui nous a fait connaître d'une manière détaillée le mode de développement embryonnaire de cette espèce, en décrivant la formation des muscles dorso-ventraux, n'ait pas jugé nécessaire de préciser leur position vers le côté latéral de la base des membres. Les figures qui accompagnent cet ouvrage ne nous renseignent pas davantage sur

cette question, et par conséquent toute comparaison devient impossible.

3. — Organes latéraux

Ils se présentaient, ces organes, bien développés déjà au troisième stade, chez les embryons du *Phrynus caracasanus*, mais leur description a été remise jusqu'au stade du *Phrynus bacillifer*, qui nous occupe ici, uniquement pour éviter les répétitions inutiles.

Sur les embryons de la première espèce, on peut très bien étudier ces organes dans leur aspect et leur forme externe, tels qu'ils se présentent sur les œufs *in toto*. C'est un coussinet uniforme, assez volumineux, qui coiffe la base du troisième membre céphalothoracique.

Ils conservent cette forme et cette position jusqu'à leur atrophie complète.

Dans les coupes des deux stades indiquées, cet organe affecte la forme d'un sac ectodermique latéral, très volumineux et assez aplati. L'ectoderme y a un caractère particulier qui le distingue d'une manière très nette des parties ectodermiques avoisinantes, ainsi que de la couverture ectodermique de tout le corps de l'embryon. Il est très épais, formé de cellules volumineuses, à protoplasme compact, presque entièrement dépourvu de granulations. En raison du volume considérable de ces cellules, leurs noyaux sont très éloignés les uns des autres, ce qui donne à la couche dont ils font partie un aspect tout à fait particulier (fig. 31).

Les papilles qui garnissent la périphérie de cette couche cellulaire ont aussi un caractère spécial, qui ne se rencontre nulle part ailleurs. Elles sont comparativement basses, larges, arrondies, et donnent un aspect mamelonné à la surface de l'organe qu'elles recouvrent. Elles ne sont pas aussi serrées les unes contre les autres que les papilles des parties contiguës des organes latéraux (fig. 31, 38).

Dans les séries de coupes des deux stades, l'ectoderme

des organes latéraux se présente toujours très faiblement coloré, ce qui prouve suffisamment que, par ses propriétés chimiques, il se distingue de toutes les autres parties ectodermiques de l'embryon, tout autant que par son caractère histologique.

Il a été noté que chez les embryons du *Phrynus caracasanus*, ces organes se prêtent facilement à l'étude de leur forme externe sur les œufs *in toto*. Les embryons du *Phrynus bacillifer* ne sont pas précisément dans le même cas. Une couche de substance noire, compacte et très dure, recouvre complètement, non seulement les deux organes latéraux (fig. 38), mais encore une région considérable des parties avoisinantes.

Cette substance, est-elle la sécrétion spéciale des organes latéraux, ou peut-être simplement le liquide embryonnaire dont l'apparition caractérise certains stades de la plupart des Arthropodes? N'ayant pas vu les embryons vivants, je ne peux pas me prononcer d'une manière positive sur cette question ainsi que sur cette autre : si l'absence de cette substance, chez les embryons du *Phrynus caracasanus*, présente un trait spécifique de cette espèce, ou dépend exclusivement de l'âge embryonnaire et dans ce dernier cas, si c'est l'âge de l'embryon ou de l'organe qu'elle caractérise?

Nous allons voir que les embryons du dernier stade montrent aussi la présence de cette substance. Mais puisque ces embryons-là appartiennent à une espèce différente, cette circonstance ne nous vient point en aide pour élucider ces questions intéressantes.

L'aspect extérieur de ces organes latéraux des Phrynes permet déjà d'admettre qu'ils appartiennent au type pédonculé. Les coupes justifient complètement cette classification : ces deux sacs si saillants, recouvrant par leurs bords les parties basillaires des membres voisins semblent, en effet, être attachés au corps de l'animal à l'aide d'un pédoncule très court, mais en revanche, très large.

4. — Système nerveux

Le système nerveux, plus que tous les autres organes, nous montre l'étendue de la lacune qui sépare ce stade de celui qui le précède. Cela prouve aussi que l'évolution de cet organe est beaucoup plus rapide que celui de tous les autres organes de l'embryon.

A ce stade, il est au maximum de sa longueur et un peu plus tard commencera son raccourcissement, qui se continuera jusqu'à l'âge adulte.

Non seulement le rapprochement des deux cordons nerveux a eu lieu, mais encore la liaison des deux traînées latérales du système nerveux paraît être parfaitement établie à l'aide de commissures transversales. Maintenant les deux traînées occupent exactement la face ventrale de l'embryon. Leur longueur est considérable, de même que l'épaisseur et la largeur transversale. Cependant, leur étendue dans ces deux dernières directions, est inégale dans certaines parties du corps.

La plus grande largeur, ainsi que l'épaisseur la plus considérable, se trouvent dans la région céphalique du système nerveux ; viennent ensuite les neuromères des membres, qui sont déjà de volume un peu plus réduit. Mais à partir du neuromère de la dernière paire de membres thoraciques, le volume diminue brusquement, surtout dans le sens de l'épaisseur, et dans sa partie abdominale excessivement mince et étroite, la chaîne nerveuse, devient mince.

Nous avons dit, dans la description du système nerveux du stade précédent, que le stade suivant, par conséquent celui qui nous occupe ici, nous fournirait des données pour l'explication des causes qui contribuent à la divergence des deux parties latérales du système nerveux et à leur écartement de la ligne médiane ventrale de l'embryon.

Ces données se trouvent dans la forme, dans la longueur et dans la position de l'ensemble du système nerveux de ce

stade. En comparant les figures 28, 30, 34 et 32 des coupes longitudinales de ce stade avec celles des coupes, également longitudinales, du stade précédent (fig. 16 et 24), on s'aperçoit tout de suite du grand changement qui s'est produit dans la position du système nerveux. En effet, dans les figures 16 et 21, nous voyons que le système nerveux descendant du pôle céphalique en ligne droite fait, au niveau du neuromère du troisième membre, un angle d'environ 60° pour prendre la direction perpendiculaire à celle de son trajet primitif, puis se plie en deux et, diminuant en largeur, parcourt, parallèlement à la dernière direction, les bords latéraux de l'abdomen jusqu'au pôle anal, qui fait face aux neuromères de la troisième paire de membres. On peut donc distinguer trois parties, représentées par trois lignes de ce zigzag. Comparons ces trois lignes entre elles et nous verrons que celle qui descend du pôle céphalique est la plus courte, tandis que les deux autres sont presque égales entre elles.

Étudiant les coupes longitudinales (fig. 28, 30, 34, 32) du stade qui nous occupe ici, on remarque qu'un changement se produit dans la forme du zigzag, ainsi que dans sa position vis-à-vis de l'axe du corps de l'animal ; la partie supérieure du système nerveux, s'est reculée derrière le pôle céphalique et occupe une large part de son sommet. C'est cette partie maintenant qui montre une grande tendance à se placer dans la direction perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps de l'animal. Elle a donc remonté cette partie et, par cette manœuvre, elle attire aussi les ganglions thoraciques, ainsi que leur continuation abdominale. Cette dislocation dans le sens longitudinal a dû forcément ramener les deux traînées nerveuses latérales à leur position primitive, sur la ligne médiane ventrale.

Tandis que la partie céphalique du système nerveux tend à se placer en travers de l'axe longitudinal du corps, les deux autres parties du zigzag, presque parallèles entre elles, se déplacent de manière à gagner la direction de l'axe lon-

gitudinal de l'embryon (fig. 30 et 34). Les angles du zigzag se sont arrondis et élargis. La meilleure preuve que tout le système nerveux est remonté, c'est le changement du niveau de sa pointe anale; il était, au stade précédent, au niveau de la limite supérieure de la troisième paire de membres ; à présent, il est au niveau du ganglion de la quatrième paire de membres thoraciques (fig. 30, 34, 32). La longueur est modifiée aussi : le surplus des deux lignes thoracique et abdominale est revenu à la partie céphalique, et, au stade qui nous intéresse ici les trois lignes paraissent de la même longueur.

Il est facile de s'apercevoir que la courbure de l'embryon du côté ventral est bien plus considérable qu'elle ne l'était au stade précédent. Et cependant, c'est durant cette augmentation de la courbure que les deux cordons nerveux latéraux se sont rapprochés tout à fait l'un de l'autre sur la ligne médiane ventrale.

Si la courbure était la cause primaire et principale de leur écartement, le rapprochement n'aurait pas dû avoir lieu au moment où la courbure est à son maximum.

Il est évident que la cause primaire et principale est dans le système nerveux lui-même et tient à l'hérédité.

Le renversement, comme il a déjà été démontré pour le stade précédent, joue, en effet, un rôle, mais il intervient d'une manière purement mécanique et encore grâce aux circonstances suivantes : d'un côté la séparation primitive des troncs nerveux et leur longueur considérable et de l'autre le volume et la rigidité du vitellus nutritif.

Nous allons voir qu'au stade suivant, ces rapports entre les trois parties du système nerveux changeront encore une fois d'une manière très notable, pour le rapprocher de la forme qui caractérise cet organe chez les Phrynes adultes.

Il a été démontré, au stade précédent, que le système nerveux s'accuse chez les embryons des Phrynes un peu autrement que chez beaucoup d'autres animaux ; l'ectoderme du côté ventral, sur toute l'étendue où paraîtra le système

nerveux, ne le dégage pas, mais en fait partie intégrante. La couverture tégumentaire ne se développe point du tout et jusqu'au dernier stade, le système nerveux reste pour ainsi dire à nu.

Il a été constaté de même, pour le stade précédent, que la couche périphérique du système nerveux ventral ainsi que la couche céphalique (couche qui, d'ordinaire, représente l'ectoderme et ne prend plus part à la différenciation ultérieure du système nerveux, après lui avoir donné naissance) joue, chez les Phrynes, un grand rôle dans l'évolution du système nerveux, en donnant de nombreuses invaginations. Ces dernières contribuent énormément à augmenter l'étendue du système nerveux dans tous les sens.

Toutes ces données, que nous avons étudiés au troisième stade, se sont accentuées depuis et, à ce stade-ci, sont devenues très claires et facilement appréciables.

On remarquait très bien déjà les invaginations ectodermiques nerveuses dans le stade précédent, mais ce sont surtout les coupes du stade qui nous occupe ici qui les montrent dans le meilleur moment de leur évolution (fig. 28, 34, 30, etc.). Les coupes longitudinales prouvent assez ce que gagne chaque ganglion par ces invaginations ; toutefois, les coupes transversales sont beaucoup plus démonstratives à ce point de vue, parce que ces formations sont plus nombreuses dans cette direction.

Les circonvolutions de la couche cellulaire des neuromères manifestent à ce stade, avec plus de netteté, la conformité de structure des neuromères thoraciques et de ceux qui, par leur position, peuvent être envisagés comme constituant le cerveau.

Ce sont les mêmes invaginations externes ainsi qu'internes, c'est la même forme de la masse nerveuse blanche qui, dans certaines coupes, se présente en continuité directe avec la masse blanche de toute la chaîne nerveuse (fig. 28, 30).

Toutes les données de ce stade nous démontrent que le système nerveux remonte de plus en plus, et comme son

volume augmente en même temps, la partie céphalique, trouvant la place qui lui est réservée trop petite pour s'agrandir, répète la même manœuvre qu'a faite la chaîne ventrale qui, au moment de la courbure de l'embryon, se trouvait aussi gênée dans son allongement, c'est-à-dire que les deux traînées nerveuses ont commencé à pousser vers les côtés latéraux. Les deux moitiés du cerveau font absolument la même chose, toutefois avec cette différence qu'il n'y a pas d'espace entre les parties divergentes comme dans le premier cas. Seulement, il faut dire qu'ici le vide est comblé grâce au développement énergique de la différenciation histologique des éléments constitutifs du cerveau.

Ayant noté le progrès du développement dans le système nerveux en général, nous allons en étudier les détails intéressants, surtout dans la partie céphalique.

C'est à peine si l'on reconnaît, dans les figures représentant les coupes de ce stade, les mêmes parties que nous avons étudiées au stade précédent. La partie terminale dorsale s'est modifiée d'une manière tout à fait particulière. On voit d'abord qu'elle s'est divisée en deux parties parfaitement distinctes et inégales ; l'une, très convexe du côté externe ou dorsal et concave du côté interne, a l'aspect et la forme d'une calotte qui coiffe toute la partie dorsale du cerveau. Maintenant elle mérite le nom de calotte occipitale que nous lui conserverons désormais.

Certainement nous n'avons pas de preuves en mains pour dire qu'elle s'est formée de telle ou telle autre manière, parce que cette formation a eu lieu dans l'intervalle qui sépare le troisième et le quatrième stade. Il y a pourtant un indice très décisif qui pourrait nous servir de guide pour préciser la manière de sa formation ainsi que de celle de la partie qui lui a donné naissance.

Dans les figures 21, 22 et 18, nous voyons qu'au-dessous de l'ectoderme qui recouvre le côté dorsal du cerveau, se trouve une couche de cellules peu nombreuses, d'un caractère tout particulier, qui se distinguent de toutes

les cellules nerveuses constituantes du système nerveux.

En examinant attentivement les figures 28, 30, 34 et 35, on remarque également que la calotte occipitale est formée de cellules d'un aspect particulier et tout autre que celui des cellules nerveuses, qui forment les neuromères.

Il me semble qu'il y a beaucoup de raisons pour admettre que la calotte occipitale s'est formée au dépens de la couche de cellules spéciales qui, au troisième stade, recouvraient la partie terminale du cerveau.

Dans la figure 32, nous remarquons aussi que les cellules de cette couche montrent déjà une tendance : 1° à se détacher de l'ectoderme ; 2° à entourer du côté dorsal la partie terminale du cerveau; 3° à s'étendre jusqu'à la lamelle de l'œil médian (fig. 18).

Évidemment, dans la période du développement qui sépare le troisième stade du quatrième qui nous intéresse ici, ces trois étapes de la différenciation faiblement indiquées au troisième stade, se sont développées à tel degré que, dans la calotte occipitale du quatrième stade, on reconnaît à peine la couche des cellules particulières, qui en sont la véritable origine.

Dans les coupes transversales, on voit que les deux moitiés latérales du cerveau sont encore profondément séparées l'une de l'autre tout comme elles l'étaient au troisième stade, et que la partie terminale de chacune de ces deux moitiés est coiffée par sa calotte occipitale. Ces calottes gardent leur position par rapport au cerveau, ainsi que leur caractère histologique, jusqu'au dernier stade (fig. 72, 73, 74, 77 et 80).

Tout en adhérant intimement à la partie terminale du cerveau, chaque calotte jouit d'une grande indépendance, qui se traduit par l'aspect des cellules constituantes. Elles se distinguent d'une manière très nette des cellules nerveuses des neuromères. L'indépendance se manifeste peut être même bien davantage dans la distribution de la substance qui s'est accusée déjà tout le long des neuromères, depuis la partie terminale du cerveau jusqu'à l'extrémité caudale.

En effet, cette substance blanche s'est accumulée à l'intérieur de la cavité formée par la courbure de la partie terminale du cerveau; elle ne manifeste aucune tendance à s'étendre jusqu'à la calotte occipitale, ni à franchir la couche épaisse de cellules nerveuses dont elle émane et qui lui barre le passage du côté dorsal, en l'isolant complètement de la calotte (fig. 30, 28). Effectivement les cellules de la calotte occipitale n'ont pas la propriété de se transformer en substance blanche, comme le font les vraies cellules nerveuses de chaque neuromère. La calotte, se trouvant en outre tout à fait isolée du lieu d'origine de cette substance blanche des neuromères céphaliques, en paraît privée à jamais (fig. 72, 86).

Ainsi le mode de différenciation et de développement de cette calotte occipitale nous autorise à insister sur ce point important, qu'ils s'effectuent tout autrement que ceux de tout le système nerveux, ce qui rend cette partie occipitale parfaitement isolée; elle est absolument indépendante de tout neuromère céphalique, comme le prouvent incontestablement les figures 28, 30, 34, 72, 73, 74, 77, 80, 86.

En même temps que la calotte occipitale s'est détachée, la partie terminale dorsale du cerveau s'est recourbée en arrière et quelque peu au-dessous de la seconde partie du cerveau. Cette séparation avait donné plus de liberté à la partie terminale du cerveau qui s'est développée depuis, de telle sorte qu'on peut reconnaître avec une netteté parfaite le nombre de neuromères qui la constituent. Déjà, au troisième stade, on pouvait distinguer, quoique très vaguement, deux grandes invaginations placées au-dessous de la couche des cellules spinales. Maintenant ces invaginations délivrées de la couverture qui gênait leur ouverture externe se sont rouvertes en donnant issue aux invaginations secondaires et restent béantes.

Passant à la seconde partie du cerveau, comprise entre la partie terminale et le neuromère du chélicère (fig. 28, 30 et 34), on remarque tout d'abord que l'espace qu'elle occupe

entre les limites indiquées s'est triplé, sinon quadruplé. On distingue aisément les invaginations primaires que nous avons vues au troisième stade (fig. 18, 21 et 22), mais tandis qu'à ce stade-là elles étaient très serrées les unes contre les autres, dans leur partie périphérique, et ne se dilataient que vers le côté latéral correspondant de la tête ; maintenant, cette périphérie se présente très étendue, creusée par une multitude d'invaginations secondaires. Certainement quelques-unes d'entre elles ont fait leur apparition encore au stade précédent, mais elles s'y présentaient si serrées les unes contre les autres qu'on les voyait à peine.

Dans les coupes du quatrième stade, toutes les invaginations, les primaires aussi bien que les secondaires, se montrent beaucoup plus distinctes, leurs ouvertures externes sont largement béantes sur la périphérie céphalique. Deux coupes successives, latérales, sont successivement démonstratives sous ce rapport (fig. 32 et 39). La coupe représentée par la figure 32 a passé par les invaginations externes latérales de tout le système nerveux, sauf le neuromère du second appendice. Le neuromère du premier appendice (chélicère) y est également représenté à moitié.

Les figures 32 et 39 démontrent avec une évidence parfaite :

1° Qu'il y a 23 invaginations primaires et par conséquent, s'il faut juger du nombre des neuromères d'après le nombre des premières invaginations, le système nerveux entier des embryons des Phrynes consiste en 23 neuromères, dont les quatre premiers appartiennent à la région céphalique proprement dite, les 6 suivants appartiennent aux 6 membres céphalothoraciques et 13 aux neuromères abdominaux. Tel est en effet le nombre des anneaux abdominaux.

2° Que les 14 neuromères céphalothoraciques et les trois premiers neuromères abdominaux sont identiques entre eux par la configuration des invaginations secondaires ainsi que par le nombre de ces dernières.

Le neuromère du chélicère adhère intimement au neuro-

mère du premier appendice postbuccal, qui commence la série des neuromères thoraciques et se continue par la série des neuromères abdominaux.

A ce stade, cette chaîne de neuromères est déjà devenue tout à fait continue, liée dans le sens longitudinal par le développement de la substance blanche, qui s'y présente, ainsi qu'il a été remarqué, en forme d'un cordon blanc, ininterrompu (fig. 34) dans les coupes longitudinales médianes, en neuromères séparés dans les coupes longitudinales latérales, présentant aussi la partie latérale bombée de chaque neuromère (fig. 32, 30). Cette séparation des neuromères est tout autant appréciable dans la couche cellulaire nerveuse externe très épaisse des ganglions de tout le système nerveux (fig. 32).

Pour terminer cette étude des coupes longitudinales du quatrième stade, il nous reste à fixer l'attention sur les formations céphaliques externes tégumentaires, formations que nous connaissons déjà par l'étude du troisième stade.

En premier lieu, se présente l'appendice lamelliforme qui, précédemment, recouvrait entièrement les trois grandes invaginations primaires, comprises entre la partie occipitale et le neuromère du chélicère.

C'est surtout la position de cet appendice, par rapport à ces invaginations au quatrième stade, qui fait ressortir d'une façon parfaitement évidente combien le volume de ces invaginations a augmenté. Effectivement, on remarque tout aussi facilement que l'appendice lamelliforme s'est allongé beaucoup, et malgré cet allongement, qu'il ne recouvre qu'en partie les invaginations dont il est question et qu'il recouvrait complètement au stade précédent.

L'espace entre la périphérie interne de cet appendice et la superficie des invaginations qu'il recouvre, espace à peine appréciable au troisième stade, est ici devenu assez prononcé.

Mais l'espace qui sépare la pointe ou l'extrémité libre de l'appendice lamelliforme, de la base du chélicère, et qui existait au stade précédent, quand cette extrémité touchait la

base du chélicère, s'est formé maintenant et il est devenu même assez considérable (fig. 30, 32).

Passant en revue toute la série des coupes longitudinales d'un côté de l'embryon, depuis la plus latérale d'entre elles jusqu'à la coupe médiane du corps de l'embryon, on peut se rendre un compte exact de la forme et de la position de cet appendice par rapport au chélicère et par rapport à la moitié correspondante du cerveau.

Dans la coupe la plus latérale, dans laquelle on voit la section longitudinale de la partie la plus externe du chélicère, ce dernier est limité, d'un côté, par la base du premier appendice postœsophagien, de l'autre côté (dorsal), par deux protubérances placées l'une après l'autre. La première de ces deux protubérances à peine prononcées est celle que nous avons supposée être le rudiment antennulaire ; la seconde protubérance, plus proéminente, est placée plus dorsalement.

Toutes ces formations céphaliques, le chélicère, le rudiment d'antennule et la seconde protubérance saillante, sont recouvertes par la couche continue du tégument.

Dans la coupe suivante (en s'approchant de la ligne médiane du corps) le rudiment antennulaire disparaît, la seconde protubérance se présente séparée de la base du chélicère par un espace libre.

Dans les coupes suivantes (toujours dans la même direction, en s'approchant de la ligne médiane du corps de l'embryon) la protubérance en question, en s'éloignant de plus en plus de la base du chélicère, s'allonge en affectant la forme d'une lamelle couchée du côté du chélicère. Le tégument présente un pli et se termine en dessous de la lamelle, à la limite des invaginations qu'elle recouvre. L'intérieur de la lamelle est occupée par la couche cellulaire nerveuse, qui est continue avec les cellules nerveuses des ganglions placés au-dessous de la lamelle tégumentaire.

Cette lamelle, en s'allongeant, s'épaissit et, dans la coupe qui présente le maximum de la distance qui la sépare de la

base du chélicère, on remarque aussi le maximum de son épaisseur et de sa longueur. Les coupes suivantes nous font voir la diminution dans les proportions de cet appendice lamelliforme jusqu'à ce qu'il ne reste qu'un tout petit pli du tégument (dans la coupe longitudinale médiane), pli qui laisse à nu toute la périphérie des invaginations ganglionnaires du cerveau.

Tout en étant à la distance la plus grande du chélicère, la partie la plus longue et la plus épaisse de cet appendice lamelliforme se trouve juste sur la ligne longitudinale médiane du chélicère.

L'importance de cette coïncidence est évidente si nous prenons en considération le rôle futur et la nature de cet appendice. Précédemment, quand sa position et sa structure étaient bien loin d'être celles que nous voyons à ce stade-ci, nous l'avons déjà pris pour l'ébauche de l'œil médian des Phrynes.

En ce qui concerne sa position, elle est maintenant très voisine de celle que l'œil occupera définitivement, parce que, à partir de ce stade, cet organe se rapprochant de plus en plus de la base du chélicère, ce dernier se déplacera toujours vers la ligne médiane de la tête.

Quant à la différenciation de la structure de cet organe visuel, elle est si en retard que rien ne nous rappelle l'organe futur, du moins si peu, que, si l'on n'avait pas des données importantes, on ne supposerait même pas que ce fût lui.

Dans une coupe plus latérale que la position du chélicère, dans laquelle on ne voit plus de traces de ce dernier appendice, on remarque, du côté dorsal de la base du second appendice céphalothoracique, et à une certaine distance, un épaississement considérable du tégument. Il n'est pas tout à fait uniforme, parce qu'on y voit deux invaginations qui divisent cet épaississement en trois parties égales. C'est une formation qui n'est pas nouvelle, car elle représente l'ébauche de l'œil latéral, que nous avons vu déjà au

troisième stade. Depuis, cette formation n'a fait aucun progrès dans sa différenciation ; et se montre maintenant encore sans changement visible.

Si instructives qu'elles soient, les coupes longitudinales ne nous renseignent pas sur beaucoup de choses qu'il faut étudier dans les coupes transversales, auxquels nous allons passer.

Les changements, dans lesquels se traduit le progrès du développement embryonnaire du quatrième stade, se manifestent beaucoup plus nettement dans les coupes transversales, que dans les coupes longitudinales.

Passant maintenant aux coupes transversales, nous voyons que les deux invaginations semi-lunaires qui se présentaient dans les premières coupes transversales des embryons du stade troisième se sont transformées à tel point qu'on ne les reconnaît plus. On peut deviner cependant que les deux calottes occipitales représentent chacune la paroi dorsale de l'invagination correspondante disparue. Ces parois ou calottes occipitales sont devenues très épaisses.

On se souvient que l'extrémité interne des deux plis semi-lunaires étaient en continuité longitudinalement avec les deux crêtes médianes, assez proéminentes, qui surmontaient la lèvre supérieure de l'embryon du troisième stade.

Ces deux crêtes médianes, qui avaient l'aspect du rostre bifurqué des Crustacés, ont disparu sans laisser d'autres traces que les deux ganglions rostraux, disposés un de chaque côté de la ligne médiane longitudinale de la tête, au dessus de la lèvre supérieure.

Quoique nous n'ayons pas de preuves tout à fait concluantes sur la manière dont s'est produit cette disposition, néanmoins on pourrait admettre que l'allongement dans les deux directions perpendiculaires l'une à l'autre, (transversale et longitudinale) de la partie du cerveau recouverte presque complètement par le pli frontal, au stade précédent, a eu pour résultat immédiat la disposition des deux crêtes et la dénudation de cette partie du cerveau. En suivant cet

allongement du cerveau, le pli frontal devait s'allonger également et c'est ce qui s'est produit aux dépens des deux crêtes, qui, dans ce but, se sont redressées dans la direction de la plus forte extension, notamment dans la direction transversale.

Nous avons vu, au stade précédent, que la base de chaque crête touchait la base de l'appendice lamelleux correspondant, et que le pli frontal, à proprement parler, était formé par ces deux appendices, qui se touchaient par leur base (il en est de même de chaque côté de la tête). A ce stade-ci, les deux appendices lamelleux latéraux se sont conservés; mais les deux crêtes ont disparu, en laissant à leur place un un pli unique, reliant les deux appendices lamelleux latéraux. Ce pli est peu profond sur la ligne médiane longitudinale et s'enfonce de plus en plus sur les côtés latéraux, où il passe imperceptiblement dans l'appendice latéral correspondant qui est assez épais et très saillant (fig. 28, 30, 32 et 37).

Tout cela concorde parfaitement avec les données que nous a fournies l'étude des coupes longitudinales.

Ainsi, les trois paires de rudiments que nous avons connus aux stades précédents, comme développés presque également : la paire des proéminences rostrales, la paire des protubérances antennulaires et la paire d'appendices lamelliformes oculaires; ces trois paires de formations se présentent à ce stade-ci, comme ayant eu des destinées tout à fait différentes; les proéminences rostrales ont disparu en se transformant dans le pli frontal ; les protubérances antennulaires sont prêtes à disparaître complètement.

Tandis que ces deux paires de rudiments disparaissent d'une manière ou d'une autre, en laissant seulement leurs ganglions comme preuve de leur existence éphémère ; la troisième paire de formations en question persiste et semble se développer avec une lenteur extrême, comme le prouvent les changements insignifiants constatés dans les coupes que nous venons d'étudier ici.

En voyant cette lenteur dans la différenciation de cet appendice, on ne peut s'empêcher de penser que la nature le tient en réserve, ne sachant pas au juste dans quel organe le transformer. Elle laisse grandir très lentement cette paire d'appendices, tantôt la rapprochant des chélicères (troisième stade), tantôt l'éloignant de ces derniers (le quatrième stade). Enfin, au dernier stade, elle se décide à en faire la paire des yeux médians et, dans ce but, la rapproche de nouveau, et cette fois définitivement, de la ligne médiane de la tête et de la base des chélicères.

Les coupes suivantes, qui représentent la section transversale des deux moitiés du cerveau, au niveau de la base des appendices des yeux médians, nous apprennent que la face ventrale des premières, est excessivement creusée par des invaginations nombreuses, largement ouvertes.

En arrivant à la coupe qui a passé par la lèvre supérieure, on reconnaît à peine cette dernière, à tel point elle s'est aplatie et même enfoncée en dedans, de sorte que sa périphérie, proéminente au troisième stade, se présente maintenant légèrement concave.

Descendant toujours, on arrive à une coupe qui annonce la partie supérieure de la région de l'œsophage. La substance blanche des ganglions céphaliques qui, dans toutes les coupes transversales précédentes, occupait exactement le milieu de chacune des moitiés latérales du cerveau, présentant ainsi deux masses séparées l'une de l'autre, se montre, dans cette dernière coupe, soudée par une commissure double, assez large. Derrière cette commissure, du côté dorsal, la couche cellulaire du cerveau est aussi soudée (fig. 27, 29, 33, 37 et 38).

C'est la première commissure cervicale et elle appartient aux neuromères céphaliques les plus jeunes — les neuromères des chélicères. Elle est homologue à la commissure préœsophagienne de la Limule, découverte par Viallanes.

Passant en revue toutes les coupes transversales, on remarque que les commissures transversales se sont déjà

développées entre tous les neuromères de la chaîne ventrale. Celles qui relient les neuromères thoraciques sont doubles et très larges, conformément à la largeur du système nerveux lui-même. En descendant, elles deviennent de plus en plus minces, en proportion avec l'amincissement du système nerveux.

Ainsi, tandis que les neuromères thoraciques des deux troncs nerveux latéraux se sont réunis déjà à l'aide de commissures transversales, les neuromères céphaliques proprement dits des deux moitiés du cerveau ne sont pas reliés encore. A ce qu'il paraît, le développement des commissures céphaliques se produit d'avant en arrière, vu que la première commissure préœsophagienne s'est développée entre les neuromères des chélicères, qui sont en avant des autres neuromères céphaliques.

L'importance de ce fait est évidente ; cette première commissure préœsophagienne nous prouve que les neuromères des chélicères, par leur nature, ont plus de parenté avec les neuromères thoraciques qu'avec les neuromères céphaliques ; elle prouve aussi que le déplacement de ces neuromères dans la région cervicale doit être assez récent.

Les coupes transversales nous renseignent aussi sur les rapports réciproques entre chacun des neuromères thoraciques et le nerf qu'il envoie au membre correspondant. On constate que chaque neuromère est au niveau du membre qui lui correspond, et que le nerf qu'il envoie à ce dernier sort de la partie la plus externe latérale du neuromère ; il suit une courbe, en longeant le côté externe, arrondie du neuromère, avant de pénétrer dans la base du membre auquel il est destiné.

Voilà tout, ou à peu près tout ce qui se présente comme accessible à notre étude des coupes de ce stade, quoique ce ne soit pas tout ce que donnent les coupes. Cependant l'absence, dans la littérature, de données précises sur l'organisation des Phrynes adultes en général et sur leur cerveau en particulier, est, pour le moment, un obstacle insurmon-

table ne permettant point de pousser plus loin notre étude sur leur cerveau embryonnaire.

5. — Appendices.

Les traits principaux du mode de formation des membres céphalothoraciques étant accusés depuis le début du développement embryonnaire, nous avons profité de la période la plus intéressante de leur évolution au stade précédent pour décrire d'une manière détaillée leur position réciproque externe ainsi que leur organisation interne d'après les coupes. A ce stade-ci, leur développement consiste surtout en croissance des traits indiqués et en allongement des membres mêmes. Ils ne présentent donc rien de particulièrement intéressant pour attirer ici notre attention d'une manière spéciale.

Mais, dans l'intervalle qui sépare le stade qui nous occupe ici du stade précédent, d'autres appendices, ou plutôt leurs rudiments, se sont accusés et nous engagent à les étudier. Ce sont précisément les appendices abdominaux qui se forment et déterminent en même temps l'apparition de la segmentation de l'abdomen.

C'est principalement les coupes latérales, de la série des coupes longitudinales de l'embryon, qui nous renseignent le mieux sur tous les détails de ces formations (fig. 32, 39, 43).

Les deux premières de ces figures nous montrent les circonvolutions des lobes latéraux des ganglions de la chaîne nerveuse ventrale, et on y voit aisément leur diminution graduelle en descendant vers les ganglions terminaux ventraux. Quelques coupes plus loin, vers le côté latéral de l'embryon, et immédiatement après ces circonvolutions terminales des lobes ganglionnaires, viennent les bourgeons des appendices qui, conformément aux ganglions correspondants, montrent la même gradation dans leur développement.

Les plus avancés sont les cinq premiers bourgeons qui viennent après la dernière paire de membres céphalothora-

ciques, et c'est ici en particulier qu'on remarque une gradation assez prononcée dans le développement, tandis qu'elle s'atténue en s'avançant vers le bout anal de l'embryon.

Les deux premiers de ces appendices, qui adhèrent au dernier membre céphalothoracique, sont un peu moins grands que les deux suivants, qui se présentent les plus développés. Le cinquième est plus petit, le sixième lui cède encore et tous les autres qui se suivent ont l'aspect plutôt de saillies latérales résultant de la segmentation naissante de l'abdomen (fig. 39).

Les cellules ectodermiques qui les recouvrent sont très serrées les unes contre les autres. A l'intérieur, ces appendices renferment des éléments mésodermiques assez nombreux.

En ce qui concerne l'inégalité de volume des cinq premiers bourgeons d'appendices, elle se laisse expliquer par le fait que l'existence des deux premières paires et de la dernière de ces cinq paires de languettes n'est que d'une courte durée, attendu que déjà au stade suivant elles s'atrophient entièrement. Une tout autre destinée est réservée aux deux paires de languettes comprises entre la seconde et la cinquième. Chacune d'elles donnera naissance à un livre de poumon, par conséquent elles doivent se développer conformément aux besoins de l'organe qu'elles présentent.

Il va sans dire que ces formations se produiront des deux côtés de l'abdomen, et tout ce qui vient d'être dit au sujet des languettes d'un côté de l'embryon se rapporte aussi bien à celles du côté opposé.

Mais si le stade suivant nous renseigne de la manière la plus indiscutable sur le rôle de ces appendices dans la vie de l'animal, le degré de leur évolution au stade qui nous occupe ici est tel qu'il serait difficile, malgré la meilleure volonté et une imagination très fertile, de définir ou plutôt de deviner la nature des organes qui en sortiront (fig. 32, *apmv*). Cela prouve indiscutablement leur utilisation récente, par conséquent très tardive. C'est un trait qui nous montre

clairement la date très éloignée où ces appendices devenus inutiles se sont en partie atrophiés. Il n'en est resté que des vestiges, prêts tous à disparaître complètement, sauf les deux paires que la nature a trouvé le moyen de rendre utiles à l'animal, en les transformant en organes de respiration.

IX. — ASPECT GÉNÉRAL DES EMBRYONS DU *DAMON* MÉDIUS Herbst

Les figures 10 et 11 présentent l'embryon de cette espèce de profil (11), et par sa face dorsale (10). D'après l'aspect général de ces embryons, on pourait croire qu'ils sont déjà éclos. Cependant, il n'en est pas précisément ainsi. Au moment de leur capture, ils gardaient encore leur place dans la poche incubatrice de la mère, et quand M. Pobéguin saisit cette dernière, il la pressa naturellement quelque peu, de sorte que la poche trop pleine se rompit, les embryons en tombèrent et la mère, s'échappant, laissa sur place toute sa progéniture incapable de se déplacer, et de la suivre de telle ou telle autre manière. L'heureux voyageur rattrapa d'abord la fuyarde et recueillit ensuite les embryons immobiles, en ayant soin de les mettre tout de suite dans l'alcool absolu, précaution grâce à laquelle ces embryons me sont parvenus dans un état de conservation qui ne laissait rien à désirer.

Étudiant de plus près ces embryons, on voit qu'en effet ils ne sont pas encore en état de se servir de leurs membres. Un faible grossissement permet de constater qu'ils ont déjà subi une mue, puisqu'on trouve des lambeaux cachés entre les pattes, et qu'ils sont en train de traverser encore une mue. C'est ce qu'on remarque d'abord sur les membres, qui sont couverts d'une fine cuticule parfaitement transparente.

Cette cuticule s'est formée déjà depuis quelque temps, parce qu'on voit qu'au-dedans de cette membrane les appen-

dices ont fait beaucoup de progrès dans leur croissance, ce qui se manifeste par les plis nombreux des téguments des trois dernières paires de membres thoraciques et surtout par ceux de la troisième paire de membres. A un moment donné, ces plis permettront à l'embryon, en redressant les membres, et par cela même en rompant la membrane de la mue, de sortir de cette chemise larvaire pour ainsi dire comme s'il avait brusquement grandi. En réalité, cet allongement des membres se faisait petit à petit; à mesure que le membre devenait de plus en plus long, l'enveloppe membraneuse devenait de plus en plus courte; les téguments du membre, gênés dans leur allongement par cet obstacle et trop faibles pour le rompre, se fronçaient en plis très serrés et multiples surtout sur la troisième paire; les maxillipèdes, au contraire, se présentent tout à fait lisses, sans le moindre froncement des téguments.

On s'explique aisément ce cas par le fait que, chez l'adulte, la seconde paire de membres, gagnant sur les autres en longueur, les dépassent de beaucoup en épaisseur et en force. Ceci se laisse voir déjà chez les embryons en question, dont les maxillipèdes, tout en étant plus courts et moins développés que les autres membres, les dépassent en largeur et en vigueur.

Au-dessous de la cuticule de la mue, on distingue très nettement le tarse des trois dernières paires de membres thoraciques, non seulement bien formé, mais encore armé d'une paire de griffes et garni de poils multiples et très fins. En ce qui concerne la paire de griffes, elles doivent être déjà bien dures, parce que la chitine qui les forme est très foncée, — d'une nuance très proche de sa couleur définitive. Les membres de la troisième paire ont le bout simplement arrondi et aminci, recouvert légèrement de poils très fins. Quant à la première paire de membres postbuccaux, on peut dire qu'elle est un peu en retard sous ce rapport, car la paire de griffes qui garnit son article terminal, quoique déjà ormée, est d'une couleur parfaitement claire, transparente

comme une membrane; ceci prouve incontestablement la mollesse de la substance chitineuse qui la forme ; à mesure qu'elle durcit, elle devient en même temps proportionnellement de plus en plus foncée. Les membres les moins développés paraissent être les chélicères. En effet, ils sont excessivement petits et les téguments de leur article terminal (ils n'en ont que deux en tout) ne présentent pas de traces de sécrétion chitineuse.

L'articulation de tous les membres céphalothoraciques s'est déjà accusée, on peut compter les articles de chaque appendice et, si ces articles ne sont pas très saillants, leur aspect fait croire qu'ils ne demandent qu'un peu d'exercice pour acquérir la vigueur nécessaire pour les mouvements de locomotion. L'article basilaire de la troisième paire de membres postbuccaux est encore recouvert par la cuticule de l'organe latéral embryonnaire, dont les contours se sont parfaitement conservés grâce à la substance dure, de couleur très foncée, qui l'entourait dès le moment de son apparition comme il a été décrit dans le chapitre concernant le jeune stade de *Phrynus bacillifer*. Chez l'embryon du *Damon medius* Herbst, dont il s'agit dans ce chapitre, l'organe latéral lui-même (comme on le verra plus tard dans la description des coupes de ce stade), s'est atrophié complètement. Il est d'autant plus curieux de voir les contours formés par la substance foncée, conservés dans la membrane qui recouvrait l'organe embryonnaire. L'aspect de ces restes des jeunes stades donne l'illusion parfaite de la présence de l'organe, disparu il y a longtemps.

Les articles basilaires des membres thoraciques sont quelque peu recouverts par les bords latéraux du céphalo thorax, formant un pli encore très peu saillant. La surface dorsale du céphalothorax est lisse, uniformément bombée; maintenant, les téguments de cette partie du corps recouvrent immédiatement la masse nerveuse. Cette dernière, qui présente un volume énorme par rapport à celui du corps entier de l'embryon, dans ce stade, remplit à elle seule

toute la cavité du céphalothorax. Les téguments de ce dernier laissent percer, quoique d'une manière assez vague, la forme de cet énorme cerveau.

Comparant l'extérieur du céphalothorax de l'embryon de *Damon medius* Herbst à celui de quelques *Phrynus* adultes, on y remarque une différence assez prononcée. Il est évident qu'avec l'âge le céphalothorax, s'agrandissant, s'aplatit à mesure. L'étude comparative de l'anatomie de cette partie du corps nous apprend que le cerveau ne doit pas suivre cette croissance de la carapace céphalothoracique, et par conséquent de sa cavité interne, parce que, dans le cas contraire, chez l'adulte, il la remplirait tout aussi complètement, à lui seul, que nous venons de le constater chez l'embryon. Cependant, ceci n'a pas lieu chez l'adulte. En ouvrant le céphalothorax de ce dernier, du côté dorsal, on y voit tout un système de faisceaux musculaires disposés en rayons. Ils sont très puissants et très nombreux, et c'est une opération très longue que de les enlever un à un pour arriver jusqu'au cerveau. Ce dernier est entouré de tous les côtés par ces muscles qui le cachent en le séparant des parois de la cavité céphalothoracique. C'est tout à fait le contraire de ce que nous venons de voir chez l'embryon qui nous intéresse ici, où l'énorme cerveau règne, pour ainsi dire, dans la cavité céphalothoracique. Effectivement, à mesure que l'embryon se transforme en adulte, c'est le système musculaire, presque nul chez l'embryon, qui se développe en devançant de beaucoup le cerveau, dont la croissance se ralentit. Ainsi, chez l'adulte, c'est le système musculaire qui, englobant le cerveau et le cachant complètement, domine dans la cavité céphalothoracique. Les faisceaux musculaires dorso-ventraux s'insérant dans la cavité thoracique, d'un côté sur sa paroi interne dorsale, de l'autre côté sur sa paroi ventrale, contribuent considérablement à l'aplatissement de la surface dorsale, et comme leurs points d'insertion sont marqués par des enfoncements externes, ces derniers donnent à la face dorsale un aspect sinueux, comme on le voit

chez toutes les espèces du genre *Phrynus* à l'état adulte.

Poursuivant plus loin l'étude de la surface dorsale du céphalothorax, on y remarque deux yeux médians, très rapprochés l'un de l'autre, fortement colorés d'un beau noir; ils sont placées tout près du bord supérieur de la carapace céphalothoracique, en y occupant le pôle supérieur de la ligne médiane, juste entre les deux chélicères qui, en forme de deux protubérances, font saillie au-dessous de la carapace. Les yeux médians ont une forme ovale et leur grand axe est parallèle à l'axe longitudinal du corps de l'embryon.

Deux lignes blanches, unies derrière les yeux médians, et ayant ces derniers comme point de départ, descendent brusquement en divergeant pour remonter ensuite séparément vers les bords latéraux du céphalothorax. En décrivant ainsi deux demi-cercles, ces lignes blanches aboutissent chacune à un œil latéral beaucoup plus petit que l'œil médian, et bien moins coloré. Tout l'espace compris entre ces yeux latéraux, très éloignés l'un de l'autre, est légèrement plus élevé que le bord de la carapace qui en est séparé par un enfoncement longitudinal. Au-dessous de chaque œil se trouve une fossette assez profonde. Une ligne blanche — continuation de celle qui, faisant un demi-cercle, unit l'œil médian avec l'œil latéral de chaque côté — bordant la fossette remonte brusquement à la hauteur de l'œil, fait ici un angle aigu, redescend ensuite, longe les contours du cerveau qui transparaît et se réunit derrière lui avec la ligne correspondante du côté opposé. Les deux fossettes, de concert avec le rehaussement dont il vient d'être question, donnent à toute la partie supérieure du céphalothorax l'aspect d'une tête assez bien délimitée. Ce n'est qu'une tête illusoire, vu que toute la masse du cerveau se trouve derrière elle, dans le soi-disant thorax détaché de la tête provisoire. En effet, cette dernière mérite bien d'être appelée provisoire, parce que ses limites s'effacent complètement avec l'âge, et la Phryne adulte ne présente qu'un céphalothorax parfaitement uni.

Les yeux médians n'offrent pas trace de l'existence des lentilles, quand on les examine sur l'embryon entier. On n'y distingue qu'un amas compact de pigment très noir. Les coupes donnent un démenti à cette observation. On y trouve une lentille très petite, recouverte de tous les côtés par une couche épaisse de pigment. Les deux yeux latéraux offrent un tout autre aspect. Dès le premier coup d'œil qu'on jette au microscope sur le céphalothorax de l'embryon entier, on aperçoit tout de suite que chacun des yeux latéraux est muni d'une lentille, garnie par-dessous d'une couche de pigment ; une mince bande de pigment traverse la surface de la lentille qui reste à nu des deux côtés de cette bande noire. Ainsi chaque œil latéral a l'aspect d'un panier de pigment noir contenant un corps rond et blanc, la lentille, par-dessus laquelle passe l'anse du panier également noire.

Comme on le voit d'après la figure 11, qui présente l'embryon de profil, la partie postérieure du céphalothorax, précisément au-dessus du cerveau, est très convexe. Examinant de plus près la même figure, on peut supposer que, du côté ventral, le céphalothorax doit au moins être un peu concave. En effet, il en est ainsi ; renversant un embryon sur le dos et écartant ses membres, on voit que les articles basilaires de ces derniers, tout en se touchant les uns les autres de chaque côté, ne se touchent pas au centre de la surface ventrale, où, au contraire, il se trouve un espace assez grand qui reste libre. C'est ici qu'on trouve l'accumulation des lambeaux de la mue qu'a subie l'embryon.

Cet aspect des faces dorsale et ventrale se transforme en sens inverse chez l'adulte. Le dos du céphalothorax s'aplatissant complètement, refoule tout le contenu de ce dernier vers la surface ventrale, la rendant convexe. En même temps, l'espace libre de la surface externe de cette dernière disparaît sous les articles basilaires des membres qui s'y réunissent tous, la recouvrant ainsi complètement.

La figure 10 nous montre l'embryon vu du côté dorsal et l'on voit bien que le céphalothorax est presque

rond. Cette forme change aussi avec l'âge; la partie du bord comprise entre la dernière paire de membres céphalo-thoraciques notamment, s'aplatissant, devient droite, et fait saillie par-dessus la partie supérieure de l'abdomen en le cachant un peu. Chez l'embryon, comme on le voit d'après la figure, le bord du céphalothorax ne fait point saillie sur la limite de l'abdomen. Tous les anneaux supérieurs de l'abdomen sont découverts.

Il nous reste à étudier l'aspect extérieur que présente l'abdomen de l'embryon du *Damon medius*. Les mêmes figures 10 et 11, peuvent nous donner tout ce qu'il faut pour en faire une étude détaillée. La partie supérieure de l'abdomen, adhérente au céphalothorax, est relativement assez large encore; évidemment, elle se rétrécit à mesure que l'embryon grandit. Les deux anneaux antérieurs de l'abdomen, qui sont en train de s'atrophier, représentent la partie la plus étranglée du corps, laquelle ressemble à une ceinture qui sépare l'abdomen du céphalothorax. Ils sont aussi les plus étroits dans la direction longitudinale du corps de l'animal. Du côté dorsal, on compte treize anneaux; leur largeur est différente; il n'y en a pas deux de pareils; le cinquième est le plus large et le plus long de tous. En ce qui concerne la longueur et la largeur de tous les anneaux, elle est en rapport direct avec la largeur de l'abdomen lui-même. Ce dernier, étant étroit en haut, s'élargit vers le milieu pour s'amincir graduellement vers son extrémité postérieure qui a la forme d'une toute petite protubérance. Les anneaux sont séparés les uns des autres par des plis transversaux très peu saillants. Avec l'âge, ces plis s'enfoncent de plus en plus, ce qui raccourcit l'abdomen. Chaque anneau a deux fossettes latérales, une de chaque côté. Chacune de ces fossettes occupe l'angle supérieur de l'anneau. Elles représentent les points d'insertions des muscles dorso-ventraux, qui sont très puissants chez les Phrynes. Chez l'embryon, la vigueur de ces muscles n'a pas atteint son degré habituel, comme on peut en juger d'après la forme absolument cylindrique de l'ab-

domen. C'est à la suite du développement de ces muscles que l'abdomen s'aplatit chez l'adulte; ils se contractent et attirent la surface dorsale vers la surface ventrale. Les traces extérieures de leur point d'insertion, quoique moins saillants, restent visibles aussi chez l'animal adulte. Juste sur la ligne médiane longitudinale, les sept premiers anneaux sont traversés par un rayon blanc, qui n'est autre chose que l'artère dorsale. La transparence des téguments embryonnaires recouvrant l'abdomen permet de suivre le trajet de cette dernière à travers leur épaisseur. Les téguments devenant tout à fait foncés chez l'adulte, perdent aussi leur transparence embryonnaire, ce qui ne permet plus d'y voir le passage de l'artère dorsale.

Tous les anneaux abdominaux sont coupés, de deux côtés latéraux de l'abdomen, par trois plis longitudinaux qui traversent les anneaux en longeant les deux bords de haut en bas. Leurs extrémités se réunissent au sommet et en bas, tandis que vers le milieu de l'abdomen ces plis sont écartés les uns des autres. La distance qui les sépare diminue chez l'animal adulte, par le fait que les plis s'enfoncent beaucoup à mesure que l'embryon grandit, et deviennent enfin très profonds.

Du côté ventral, les anneaux abdominaux antérieurs sont si bien atrophiés qu'on n'en compte que onze, comme on peut le voir sur la figure 11. Les points d'insertion des muscles dorso-ventraux ne sont point visibles du côté ventral; par contre, un sillon longitudinal médian traverse l'abdomen d'un bout à l'autre. Tandis que la surface dorsale de l'abdomen est très bombée longitudinalement, de même que transversalement, la face ventrale se présente quelque peu concave dans le sens longitudinal, et très peu convexe dans la direction transversale. Cette différence dans l'aspect des deux faces de l'abdomen tient à deux causes différentes : d'abord les deux premiers anneaux, présents encore du côté dorsal, n'existent plus du côté ventral, ce qui le raccourcit déjà de ce côté ; de plus, tous les plis transversaux qui divi-

sent les anneaux abdominaux, surtout ceux de la partie antérieure, se sont enfoncés beaucoup plus du côté ventral que du côté opposé.

Il me semble avoir noté ici tous les détails morphologiques caractérisant les embryons de *Damon medius* Herbst.

X. — ORGANISATION DES EMBRYONS DU *DAMON MEDIUS* HERBST *D'APRÈS LES COUPES*

1. — TÉGUMENTS.

L'étude des séries de coupes nous apprend que le caractère histologique des téguments change beaucoup, selon les parties du corps de l'embryon qu'ils recouvrent.

En parlant d'une manière tout à fait générale, on peut dire que les téguments des embryons, à ce moment de leur développement, présentent trois éléments histologiques : la cuticule, l'épithélium et la couche musculaire. Selon les diverses parties du corps, ces trois éléments ont l'air de se combiner différemment entre eux.

Effectivement, comme le prouve l'aperçu des séries de coupes correspondantes, il se trouve des parties du corps qui ne sont recouvertes que par une couche absolument homogène, au contour double, dans laquelle on chercherait en vain des traces de noyaux indiquant la présence de cellules épithéliales. Dans d'autres, la mince cuticule se fait voir à peine par-dessus la couche épaisse des cellules épithéliales très serrées. Enfin, on trouve des parties où les trois couches sont parfaitement visibles.

Ainsi, les téguments des embryons en question n'ont point cet aspect de continuité uniforme des trois couches mentionnées, comme c'est le cas chez les embryons du stade correspondant de beaucoup d'autres animaux. Cette particularité est en rapport direct avec quelques traits particuliers au développement général embryonnaire des Phrynes, ainsi que cela sera démontré dans cet ouvrage.

Il n'y a pas non plus d'uniformité dans l'aspect de la

surface externe des téguments : tantôt elle est parfaitement lisse (fig. 49), parfois elle offre un tapis de papilles très hautes et minces, bien serrées les unes contre les autres (fig. 26); par endroits, les papilles changent d'apparence, pour paraître plus larges que hautes, d'une forme et d'une hauteur absolument régulière (fig. 31), chacune étant bien arrondie; ces endroits ont l'aspect correctement mamelonné; enfin, on rencontre encore une forme de mamelons très irréguliers dans leurs dimensions, de même que dans leur apparence (fig. 65, *pl*). Ces derniers mamelons se distinguent des deux formes précédentes, non seulement par les caractères qui viennent d'être mentionnés, mais aussi par leur organisation interne.

Comme le montrent les figures précédentes, les deux premières formes de papilles ont cette particularité caractéristique que chacune renferme une cellule, facilement reconnaissable grâce à la présence d'un noyau occupant tout l'espace interne de la papille (fig. 26), et bouchant, pour ainsi dire, l'entrée dans la cavité de la papille (fig. 26). On ne peut pas en dire autant des mamelons irréguliers; quoiqu'ils recouvrent, tout aussi bien que les papilles des deux premières formes, une couche de cellules épithéliales, cependant, les noyaux de ces dernières occupent une position indéfinie et indépendante des mamelons. C'est à peine si le protoplasme de ces cellules se fait voir dans la cavité des plus grands d'entre eux.

Ces particularités n'épuisent pas la différence de ces deux groupes de papilles ; en effet, il suffit d'étudier un peu les figures ci-dessus indiquées pour s'en rendre compte. Les papilles des deux premiers groupes, de forme régulière, ont la cuticule très mince, à peine visible, et adhérant immédiatement au protoplasme des cellules épithéliales. Un tout autre caractère offre la cuticule des mamelons à forme irrégulière ; elle est extraordinairement épaisse, se laisse pénétrer très peu par les matières colorantes et produit l'impression d'être assez dure.

On ne peut passer sous silence que ce dernier aspect de la cuticule, de même que les mamelons d'apparence irrégulière, caractérisent surtout les points d'insertion des muscles lisses sur les parois du corps. Comme nous le verrons plus tard, ces muscles devancent de beaucoup la différenciation de tous les autres éléments histologiques du corps. C'est même pour cette raison qu'on peut considérer la cuticule épaisse comme très avancée dans son développement. Par sa constitution, elle doit être très proche de la substance chitineuse qui pénètre les téguments des Phrynes adultes. Évidemment, le progrès dans le développement des muscles lisses fait avancer aussi la différenciation des téguments dans les endroits où les faisceaux musculaires s'y attachent.

Le fait du développement non simultané des organes des embryons ne présente rien d'étonnant ou d'exclusif dans l'embryologie. Toutefois, la différenciation des enveloppes externes des embryons se produit, d'ordinaire, simultanément, sur tous les points du corps. Du moins, les cas contraires sont à compter. Les Phrynes doivent être rangées parmi ces cas exceptionnels.

L'aspect le plus ordinaire est celui que montrent les téguments des plis abdominaux, des membres et du céphalothorax en général, sauf les points de fixation des muscles lisses. Il est facile de voir la structure simple et régulière des formations ectodermiques dans ces parties du corps, comme le montrent les figures 57, 50, 51 et 55. Une mince cuticule, presque lisse, adhère intimement à la couche unicellulaire, tout à fait régulière à tous les points de vue. Chaque cellule est munie d'un noyau. Toutes les cellules sont presque de volume égal et leurs noyaux sont disposés au même niveau.

Un aspect inaccoutumé est présenté par les téguments des parties du corps qui serviront à la formation des chambres pulmonaires. D'après les figures 58, 61, 60, qui nous les montrent dans diverses sections, on peut juger de leur structure et de leur aspect. La figure 61, nous fait voir la sur-

face de l'épithélium et on constate que la mince cuticule qui le recouvre est froncée en plis longitudinaux très serrés et très nombreux. Chaque pli embrasse une rangée de cellules épithéliales, comme le prouvent les figures 58, 69. Nous ne nous y arrêterons pas, car, entrer dans de plus grands détails nous ferait sortir des limites de ce chapitre. Mais nous reviendrons encore une fois à cet épithélium pour l'étudier minutieusement dans le chapitre des organes respiratoires.

Il nous reste très peu de chose à dire au sujet des téguments des embryons du *Damon medius* Herbst.

Nous avons commencé la description des téguments, en indiquant d'abord les parties du corps où ils se montrent le plus développés, c'est-à-dire où ils ont pris l'aspect et la structure qui les rapprochent beaucoup de ceux des Phrynes adultes. Nous avons constaté alors, que l'état des parties du corps qu'ils recouvrent est aussi très voisin de celui qui caractérise l'état de ces parties dans le corps de l'animal adulte. Évidemment, ces endroits, ayant atteint le degré nécessaire de développement, manifestent une certaine stabilité, qui est caractéristique pour les tissus des animaux adultes. L'énergie de la formation embryogénique s'est affaiblie, ce qui se manifeste par l'absence de migrations des cellules (fig. 56, *fmd* 57).

Nous avons passé ensuite aux endroits où la différenciation embryogénique, bien loin de s'arrêter, marche lentement vers le but définitif. Toutes les parties de la structure se sont accusées, les éléments histologiques sont déjà rangés et groupés présentent la forme et la position qui leur est propre chez les animaux adultes. Il ne reste donc à ces parties qu'à s'agrandir et à se fortifier, ce qui n'exige point la migration des cellules épithéliales qui recouvrent ces parties. L'élasticité et la mollesse des téguments, c'est tout ce que demande l'agrandissement graduel des parties du corps qu'ils enveloppent (fig. 50, 51).

Enfin nous nous sommes arrêtés un moment, aux parti-

cularités des téguments qui recouvrent les poumons en voie de formation. Ici la vitalité des éléments histologiques, l'énergie de leur migration, sont, on peut bien le dire, tout à fait embryonnaires. Il est curieux de constater jusqu'à quel point la position excessivement variée des cellules peut donner une idée précise de l'intensité d'énergie que développent ces dernières pour se grouper dans la position définitive, nécessaire à l'organe qu'elles constituent. Le désordre dans la position des noyaux, que nous montrent les figures 68, 66, l'entassement des rangées de noyaux très serrés les uns contre les autres que nous voyons dans la figure 58, enfin la distance qui sépare les noyaux dans les figures 69, 60 ; toutes ces variétés d'aspect ne prouvent pas autre chose que l'énergie intense de l'activité formative embryonnaire, qui embrasse cette partie du corps de l'embryon. C'est le contraste entre les positions variables des cellules en mouvement et la position correctement régulière des tissus déjà constitués chez les animaux adultes, qui donne l'idée d'énergie et de mouvement.

Et cette idée du mouvement des cellules est parfaitement justifiée ; en effet, les livres des poumons ou les feuillets de ces livres sont en formation pleine et très active, parce qu'il faut que ces organes soient achevés au moment de l'éclosion de l'embryon. Il y aurait lieu de s'étonner si l'épithélium de ces parties atteignait l'état de stabilité. Au contraire, son état doit être en rapport direct avec l'organe qu'il recouvre, et il l'est en effet. Son étendue, sa dureté, sa flexibilité et son élasticité, dépendent entièrement de l'organe qu'il recouvre et il doit se former, selon les besoins de ce dernier.

2. — Système musculaire

A cette période du développement de l'embryon, le système musculaire se trouve très avancé dans la différenciation histologique de ses éléments. Cependant l'évolution ne se

présente pas au même degré, dans toutes les formations d'origine mésodermique du corps. Il est curieux de voir que, sous ce rapport, la partie abdominale devance de beaucoup la partie céphalothoracique. Il faut cependant qu'il y ait des raisons très graves pour que le système musculaire abdominal se trouve avoir presque achevé sa différenciation histologique, au moment où le système musculaire céphalothoracique est encore à l'état complètement embryonnaire.

Je m'aperçois de l'emploi d'une désignation qui n'est pas tout à fait exacte. Ce système de muscles lisses, en effet, n'est pas exclusivement abdominal, mais se rencontre dans tous les anneaux du corps annelé des embryons en question. Il est très développé dans les anneaux abdominaux des Phrynes, et frappe l'œil de l'observateur par sa puissance extraordinaire. Mais il se rencontre aussi dans le céphalothorax, y indiquant les restes des anneaux athrophiés. Comme ces derniers, les muscles exclusivement propres aux anneaux de cette partie du corps, se présentent aussi très réduits. Et si on les remarque encore ici, c'est uniquement par la raison que le système musculaire céphalothoracique définitif, est à l'état embryonnaire. Avec la différenciation complète de ce dernier système, les muscles du premier seront étouffés, comme ont le voit chez les Phrynes adultes.

C'est bien le cas de noter que l'organisation des Phrynes adultes présente ce fait intéressant, que son système musculaire montre deux caractères très distincts des éléments histologiques des muscles ; certains de ces élément ne sont propres qu'à la partie abdominale, tandis que les autres ne se rencontrent que dans le céphalothorax et dans les membres. Les premiers sont exclusivement les muscles lisses, les seconds des muscles striés.

C'est précisément le développement des muscles striés qui est en retard chez les embryons du *Damon medius* Herbst quand les muscles lisses, chez ces mêmes embryons, ont presque accompli leurévolution histologique.

Les figures 56, 57, 49, 48 nous présentent les faisceaux

des muscles lisses et on y remarque aisément la différence de longueur et d'épaisseur que présentent les faisceaux, selon l'organe ou la partie du corps qu'ils occupent. Les plus longs et les plus puissants sont les faisceaux dorso-ventraux abdominaux, dont les figures 56, 48, faites à un grossissement assez faible, sont le tableau fidèle.

La transparence extrême des filaments lisses de ces grands faisceaux permet d'étudier tous les détails de leur structure, même dans le faisceau entier; voilà pourquoi les coupes longitudinales du faisceau n'enrichissent pas beaucoup nos connaissances de faits nouveaux sur leur structure intime.

Quant aux coupes transversales du faisceau, elles ne nous montrent que la forme et la position des filaments, dans leur ensemble qui constitue un faisceau. Pour la plupart, cette forme est un polygone, dont la figure varie à l'infini, selon la pression que le filament subit de la part de ses voisins. Il est évident que la forme normale de ces filaments, en section transversale, doit présenter un cercle comme on le voit dans quelques filaments externes du faisceau ; mais, pressé par les filaments voisins, le cercle primitif devient plus ou moins angulaire.

Ces grands faisceaux portent à juste titre le nom de muscles dorso-ventraux, puisqu'ils traversent l'abdomen comme on le voit dans les figures 56, 57, de sa paroi ventrale jusqu'à la paroi dorsale, par conséquent dans toute l'étendue de sa cavité.

Outre ces faisceaux dorso-ventraux, la cavité abdominale est pourvue d'une multitude d'autres faisceaux également lisses, qui diffèrent beaucoup les uns des autres, en épaisseur ainsi qu'en longueur.

En premier lieu, on remarque de petits faisceaux, dispersés dans la direction longitudinale du corps de l'animal (fig. 48, 51, 57). Ils relient la base du pli de chaque anneau abdominal du côté dorsal, de même que du côté ventral. Dans les anneaux postérieurs, ils longent du haut en bas la

paroi de ces derniers, et par conséquent les faisceaux des anneaux contigus se touchent comme les anneaux eux-mêmes (fig.56 et 57).

Il n'en est pas ainsi à mesure qu'on remonte vers le céphalothorax ; les muscles des anneaux voisins ne peuvent plus se toucher les uns les autres, par la raison qu'ils ne traversent plus l'anneau dans toute sa hauteur, mais seulement une partie postérieure restreinte de la paroi de l'anneau, en lui donnant la forme d'un petit sac (fig. 51, 78).

Cette disposition des petits muscles longitudinaux se fait voir du côté dorsal ainsi que du côté ventral, toutefois dans des anneaux différents (fig. 48, 57).

Tous les muscles constituant les parois du cœur appartiennent aussi à ce système musculaire lisse. Chaque filament est circulaire et présente une épaisseur considérable chez l'animal adulte. Au stade qui nous intéresse ici, ils paraissent avoir atteint leur nombre définitif, mais sont très fins encore. Ils sont étroitement serrés les uns contre les autres, ne laissant pas de fentes intrafilamentaires. Évidemment, leur développement ultérieur consistera dans l'accroissement du volume de chaque filament ainsi que dans l'allongement de ce dernier, ce qui agrandira la cavité du cœur ainsi que l'étendue de cet organe.

Dans les coupes transversales, on voit de tout petits faisceaux de muscles lisses, disposés deux par deux de distance en distance, et rattachant les parois du péricarde à la paroi dorsale du corps de l'animal. D'autres petits faisceaux, réunis également par paires, fixent la paroi péricardique aux parois de l'appareil digestif en plusieurs points de son étendue.

Pour finir l'aperçu général de la distribution de la musculature lisse dans la cavité abdominale, il reste à dire que tous les organes qui vont se développer dans cette cavité seront pourvus des faisceaux musculaires qui en font partie. Quelques grands faisceaux dorso-ventraux, et quelques petits faisceaux longitudinaux modifient leur position ou leur puissance, selon la nécessité de l'organe qui se déve-

loppera dans leur voisinage. Il sera plus facile de faire voir, dans la description des organes même, cette adaptation des faisceaux musculaires et les modifications qu'elle y amène.

La musculature tégumentaire de l'abdomen appartient aussi à ce même système de muscles lisses.

En ce qui concerne la structure intime du faisceau de muscles lisses, on reconnaît qu'il est formé, selon son épaisseur, d'un nombre plus ou moins considérable de filaments. Ces derniers varient beaucoup, quant à leur épaisseur. Quelques-uns des faisceaux sont très compacts, ayant les filaments très serrés les uns contre les autres. Dans d'autres, la distribution des filaments est plus lâche ; on voit aisément les espaces qui les séparent les uns des autres.

Au premier coup d'œil, les filaments, qui sont d'une transparence extrême, paraissent absolument homogènes. Mais un examen plus attentif nous apprend que chaque filament se compose d'une multitude de fibrilles excessivement fines, transparentes et non seulement très serrées, mais collées les unes aux autres. La transparence d'un côté et cette adhérence intime réciproque de l'autre côté contribuent beaucoup à dissimuler la vraie structure des filaments, en leur donnant cet aspect d'homogénéité qui trompe l'œil de l'observateur au premier abord.

C'est surtout les points d'insertion de ces muscles qui nous révèlent que cette homogénéité n'est qu'apparente. Effectivement, l'insertion des faisceaux aux parois du corps ou d'un organe quelconque se fait, non point par la fixation des filaments, mais à l'aide de l'insertion distincte de chaque fibrille de ce dernier (fig. 65, *fmbr*).

La figure 65 nous renseigne très exactement sur la manière dont se produit cette insertion du filament: un peu avant que ce dernier n'arrive à la paroi interne des téguments du corps, une dissociation des fibrilles constituantes a lieu. Une par une, les fibrilles pénètrent dans l'épaisseur du tégument, cheminant dans les espaces intercellulaires, séparant les unes des autres les cellules constituantes de l'épi-

derme pour atteindre la cuticule qui recouvre ces dernières, et s'y fixent.

Chacune des cellules tégumentaires se trouve ainsi enchevêtrée dans les fibrilles qui l'entourent de tous les côtés, la séparant, non seulement des cellules voisines qui formaient la couche tégumentaire, mais aussi de la cuticule recouvrant cette dernière. Toutes les fibrilles de chaque filament du faisceau se fixent à la cuticule du tégument, en forçant les cellules épidermiques qu'elles en ont détaché à reculer vers l'intérieur.

Comme il est facile de s'en apercevoir dans les figures indiquées ci-dessus, les cellules épidermiques étant ainsi déplacées et quelque peu éloignées de la cuticule, forment tout de même une rangée régulière. Examinant ces figures à un faible grossissement, on prendrait volontiers cette rangée de gros noyaux, qui garnit les points d'attaches du faisceau, pour les noyaux de ces filaments, puisque les fibrilles de chacun de ces derniers en englobent un. Mais ces rapports se sont établis postérieurement à la formation de la couche tégumentaire, et les noyaux des cellules de cette dernière, qui paraissent faire partie intégrante des filaments, ne sont en réalité que leur patrie adoptive.

Étudiant attentivement ces endroits de fixation des faisceaux, on remarque facilement que les cellules tégumentaires, enchevêtrées dans les fibrilles des filaments musculaires, sont en train de subir quelques modifications dans leur structure. L'aspect de ces cellules, en effet, est tout autre que celui des cellules tégumentaires, restées intactes dans les parties des téguments voisines des points d'insertion des faisceaux.

En comparant les cellules devenues prisonnières à celles qui sont restées libres, on se rend compte en quoi consiste le changement qui s'est produit dans les premieres; le noyau de ces cellules a augmenté de beaucoup dans ses dimensions et, à ce qu'il paraît, cet accroissement de son volume s'est fait aux dépens du protoplasma de la cellule même. Les diverses

étapes de cette transformation, depuis la diminution à peine appréciable jusqu'à la disparition complète du protoplasma, se laissent observer dans différentes coupes de ces embryons.

En donnant encore un coup d'œil à la structure intime des faisceaux, on parvient à y découvrir, outre les deux premiers éléments décrits plus haut (le filament et les fibrilles de ce dernier), un troisième, qui est l'enveloppe externe du filament.

Dans les coupes qui ont passé à travers les faisceaux dont les filaments se présentent quelque peu écartés les uns des autres, dans les espaces qui séparent ces derniers se laissent apercevoir des lambeaux de substance si fine et si transparente qu'on ne la prendrait nullement pour le protoplasma cellulaire. Et cependant c'en est bien, et la présence de noyaux qu'on y découvre, sans difficulté aucune, le prouve incontestablement.

Cette couche protoplasmique, aplatie au possible, s'étend par dessus le filament de manière à l'envelopper tout entier d'un bout à l'autre (fig. 65, *msc*). Elle ne s'accolle pas à la périphérie du filament et n'a point l'air de former un tout avec ce dernier. Au contraire, il y a toujours un espace entre le filament et cette enveloppe transparente, qui facilite beaucoup la possibilité de reconnaître sa présence.

Si ténue qu'elle soit, cette couche protoplasmique renferme un noyau très clair, contenant quelques granulations assez fines et épaisses. Ce noyau semble être compris dans la couche protoplasmique même, comme sa partie intégrante. Tout en étant assez aplati, il fait néanmoins une saillie qui facilite sa découverte.

Il est tout naturel de se demander, quelle est l'origine de cette enveloppe, tendue par-dessus le filament musculaire et qui lui sert d'étui ; quels sont leurs rapports réciproques? Est-elle là, cette enveloppe, depuis le premier moment de la différenciation du filament, ou son apparition est-elle postérieure?

Il est à regretter qu'à défaut de stades intermédiaires concernant le début du développement de ces faisceaux de

muscles lisses, les réponses précises à toutes ces questions ne soient point possibles.

Il est toutefois permis de faire quelques comparaisons avec les faits établis dans la littérature scientifique, et de hasarder quelques considérations concernant le fait en question.

La première idée qui se présente à l'esprit à la vue de cette enveloppe musculaire est de la comparer au sarcolemme des faisceaux primitifs des muscles striés.

Par son caractère histologique, ainsi que par son rapport avec le filament, cette membrane, en effet, présente beaucoup d'analogies avec le sarcolemme des faisceaux primitifs des muscles striés.

Mais la présence du sarcolemme n'a jamais été constatée pour les muscles lisses.

Cependant, le filament lisse, tel qu'il vient d'être décrit pour les embryons des Phrynes, diffère (comme tous ceux qui connaissent la structure des fibres lisses décrites par les auteurs peuvent bien le reconnaître), beaucoup de la structure des muscles lisses typiques.

On peut considérer le filament lisse des Phrynes, comme une fibre de muscles striés arrêtée à mi-chemin dans sa différenciation histologique. Effectivement, la fibre striée se présente divisée en une multitude de fibrilles longitudinales et chacune de ces dernières est divisée transversalement en corpuscules innombrables. Le filament de la fibre lisse des Phrynes n'est divisé, comme nous le savons, que dans la direction longitudinale, en un nombre considérable de fibrilles excessivement fines, comparables aux fibrilles longitudinales de la fibre striée.

Sa différenciation interne aurait pu s'arrêter ici, à ce moment, mais cet arrêt dans l'évolution interne n'empêcherait en rien le développement du sarcolemme, qui est externe et qui pourrait parfaitement continuer son évolution, indépendamment de l'arrêt interne.

En ce cas, la fibre musculaire lisse des Phrynes, présen-

tant la division longitudinale en fibrilles, — division manquant aux fibres lisses des autres animaux et propre aux fibres striées, munies du sarcolemme, lequel également n'est propre qu'aux fibres striées, — cette fibre lisse, dis-je, offrirait un vrai stade inférieur de la différenciation histologique de la fibre striée des autres animaux, ainsi que de celle des Phrynes, comme nous le verrons plus tard.

En étudiant les muscles du céphalothorax, nous trouverons encore un point d'appui à ce raisonnement dans la disparition des muscles lisses et leur remplacement par des muscles striés.

Et peut-être n'est-il pas impossible de considérer cette forme de fibres lisses des Phrynes, comme une phase intermédiaire de la différenciation entre la fibre striée la vraie et fibre lisse des autres animaux.

Effectivement, le mode de développement de la fibre lisse et celui du faisceau primitif des muscles striés, ou de la fibre striée, comme il a été décrit par les auteurs, étant au début absolument le même, — les deux sortes de fibres se développent aux dépens d'une seule cellule qui commence par multiplier son noyau, unique d'abord, — il n'y aurait pas grand obstacle à admettre la réalité de cet état de choses.

On aurait donc trois phases dans la différenciation des fibres musculaires : 1° la vraie fibre lisse, privée de fibrillisation longitudinale, privée aussi de la division transversale ainsi que du sarcolemme ; 2° la fibre lisse des Phrynes présentant la division fibrillaire longitudinale, possédant aussi le sarcolemme, mais privée de la division transversale ; 3° enfin, la fibre striée, présentant les trois caractères histologiques réunis.

Les muscles du céphalothorax des embryons des Phrynes, ou les muscles striés par excellence, comme nous avons eu l'occasion de le remarquer déjà, sont encore à l'état embryonnaire, pas toutefois à tel degré qu'on ne puisse pas se rendre compte de leur tendance vers le caractère histologique définitif, la striation transversale.

Ceci est bien exact par rapport à tous les faisceaux musculaires des appendices, qui font partie du céphalothorax. Mais la partie céphalothoracique des embryons des Phrynes, contient d'autres faisceaux musculaires, qui ne sont point à l'état embryonnaire, mais à celui de transformation.

La musculature du céphalothorax présente, en effet, deux états bien définis ; celui de transformation des muscles primitivement lisses en muscles striés, et celui du développement direct des cellules mésodermiques en muscles striés.

Les muscles lisses du céphalothorax ne se rencontrent que dans la cavité même du céphalothorax, où ils représentent les muscles dorso-ventraux restant des anneaux atrophiés ou transformés. A ce qu'il paraît, ces muscles s'y développent par atavisme à une période embryonnaire très précoce, et juste sur les limites des anneaux disparus. Ils conservent leur caractère histologique jusqu'au dernier stade, durant lequel ils se transforment peu à peu en muscles striés. On pourrait peut-être dire qu'à cette période, pour devenir striés, ils recommencent leur évolution histologique, interrompue à un moment donné, pour affecter provisoirement, pendant quelques stades, l'aspect de muscles lisses.

L'étude des muscles du céphalothorax permet de distinguer, sans aucune difficulté, l'apparition des stries transversales, dues à la transformation des muscles lisses, de celle qui est le résultat du développement direct des éléments mésodermiques, en muscles striés.

Il y a effectivement une différence qui distingue ces deux modes d'évolution des muscles en question. Pour la mettre mieux en évidence, il est préférable de connaître d'abord le développement direct des muscles striés.

Les coupes nous renseignent là-dessus d'une manière très complète et précise. Ce qui frappe au premier coup d'œil, c'est d'abord une abondance d'éléments histologiques de même genre, répartis avec un ordre parfait, mais c'est surtout le nombre de noyaux qui est extraordinaire.

Effectivement, les éléments constitutifs de chaque faisceau musculaire occupent déjà leur place définitive, quoiqu'ils soient encore loin de présenter le maximum de leur dimension future. Ce sont les cellules mésodermiques, et en cherchant bien dans la série des coupes, on parvient à y trouver différents endroits, qui nous offrent toutes les phases de leur développement, à partir du moment où la cellule affecte la forme d'un fuseau, jusqu'à celle où elle s'est transformée en un filament plus ou moins long, renfermant plusieurs noyaux et montrant une tendance évidente vers la striation transversale.

Autant qu'on en peut juger d'après les données qu'on trouve dans ces coupes, l'apparition des stries transversales ne demande point que la cellule ait un certain nombre de noyaux et une certaine longueur. Elle se manifeste sur la périphérie des cellules très courtes, n'ayant qu'un seul noyau, ainsi que sur celles qui montrent la forme d'un filament très long, renfermant un nombre considérable de noyaux.

Le nombre de noyaux, évidemment, est en rapport direct avec la longueur du filament, et cette dernière dépend aussi directement de la longueur du muscle, dont le filament forme une partie constituante.

Dans certains appendices, et quelquefois dans certaines parties de ces derniers, les faisceaux musculaires sont très courts, comme par exemple dans les chélicères. Effectivement, les cellules, ou les filaments qui entrent dans la constitution de ces faisceaux, ne sont pas non plus très longs, et ils ne contiennent qu'un seul noyau, tout au plus deux. Dans ces cas, le filament, ou la cellule qui lui donne naissance, présente la forme d'un vrai fuseau.

Voici comment les cellules mésodermiques se comportent, dès le début de la formation d'un court faisceau. Elles se rangent l'une à côté de l'autre, de manière que le sommet du noyau de la première vienne juste au niveau du bout inférieur du noyau de la seconde cellule. La troisième se place

de sorte que son noyau occupe la même position que celui de la première, tandis que le noyau de la quatrième cellule, par rapport à la troisième, se range comme le noyau de la seconde, et ainsi de suite. Jamais les noyaux de cellules voisines ne se placent de façon à être au même niveau, mais toujours il se trouve, que l'un d'eux est plus haut ou plus bas que l'autre.

Disposées dans cet ordre, les cellules sont pressées les unes contre les autres, à tel point que leurs extrémités étirées et claires, pincées entre les noyaux des cellules voisines, sont à peine visibles.

Ayant atteint la longueur nécessaire, chaque cellule entre dans la période de la différenciation histologiqne définitive : elle commence à former les stries transversales. Ces dernières sont, d'abord, très fines, les claires ainsi que les foncées. Puis les dernières s'élargiront, tandis que les premières garderont leur ténuité presque primitive.

Les cellules des faisceaux courts sont courtes et comparativement épaisses, munies d'un noyau assez volumineux. Et on ne peut point admettre que les dimensions de ces faisceaux, comme de ces cellules, se produisent en vue de l'allongement futur des premières, et de la division des secondes. Ce n'est point admissible, parce qu'on voit bien que la cellule est en train de se couvrir de la striation transversale, et par conséquent qu'elle est toute prête à être un filament musculaire. Or, comme nous le verrons plus tard, la multiplication des noyaux précède de beaucoup l'apparition des stries transversales qui, dans le développement du filament musculaire, viennent en dernier lieu.

Ces cellules sont épaisses parce qu'elles doivent former des filaments très forts. Naturellement, leur croissance n'est pas terminée, mais c'est la croissance qu'on peut nommer postérieure à l'évolution des traits histologiques caractéristiques pour ces éléments.

On peut, en effet, distinguer trois périodes dans la croissance des éléments histologiques des tissus embryonnaires :

1° pendant la première période, la cellule, — puisque, quelle que soit la forme définitive des éléments du tissu, c'est toujours la cellule qui lui donnera naissance, — augmente de volume jusqu'à une certaine limite, pour se multiplier jusqu'au nombre nécessaire pour le groupe qu'elle constituera; 2° ceci atteint, chaque cellule augmente encore de volume et encore jusqu'à un certain degré, afin de manifester les traits histologiques qui doivent la caractériser ; 3° enfin, quand ces traits se sont accusés, alors — l'élément du tissu ayant revêtu sa forme et son caractère histologiques définitifs — vient la croissance proportionnelle de toutes les parties constituant l'élément, ainsi que la croissance simultanée de tous les éléments formant un groupe.

Ceci s'applique à tout tissu embryonnaire et le tissu musculaire, qui nous intéresse pour le moment, nous en fournira un excellent exemple.

En effet, les cellules mésodermiques, au début de la formation du feuillet moyen, n'étaient qu'en nombre très limité. Chacune grandissait jusqu'au volume nécessaire pour la division en deux. Ce procédé se répétait maintes fois, et se continuait jusqu'à ce que tous les organes de l'embryon fussent munis du nombre complet de cellules mésodermiques, exigé par leur conformation future. Ensuite, les cellules de chaque organe, ou de chaque groupe qui entrait dans la constitution de l'organe, ou les cellules d'un tissu mésodermique quelconque, grandissaient encore tout en prenant la forme de fuseau, très caractéristique pour cette seconde période de croissance. L'aspect fusiforme est le point de départ de l'évolution des traits histologiques définitifs, pour les éléments de tous les tissus d'origine mésodermique.

C'est à cette dernière période que nous trouvons les éléments mésodermiques du tissu des muscles striés, et on y voit tous les stades d'évolution des caractères histologiques définitifs de ces derniers.

Nous avons décrit, tout à l'heure, la forme définitive des

filaments musculaires très courts, destinés à participer à la formation de faisceaux musculaires également très courts et très forts. Ces filaments, tant que la striation ne s'est pas *accusée*, ne diffèrent en rien — sauf leurs dimensions — de la petite cellule mésodermique fusiforme en train de se ranger à côté de ses semblables, pour constituer un faisceau futur quelconque.

Mais les faisceaux des muscles striés, tout aussi bien que ceux des muscles lisses, sont de longueur ainsi que d'épaisseur très variables, et on peut constater leur longueur dès le début du développement histologique, parce que les cellules qui se préparent à les former se comportent tout autrement que les cellules des faisceaux courts.

Elles se rangent d'abord en groupe comme les premières et affectent également la forme d'un fuseau. Ceci fait, chaque cellule s'allonge et multiplie son noyau. Le premier procédé est en rapport direct avec le second, et les deux doivent correspondre à la longueur future du faisceau.

Dans ces filaments musculaires longs, la différence de largeur des stries claires et des stries foncées se manifeste d'une manière plus ou moins nette, dès le début de leur apparition. Ayant atteint la longueur nécessaire, et renfermant déjà le nombre de noyaux proportionnel à cette longueur, la cellule, quelquefois démesurément longue et à noyaux multiples, commence alors seulement la différenciation de ses stries, c'est-à-dire qu'elle entre dans sa dernière phase d'évolution histologique.

C'est précisément ces cellules, ou plutôt ces filaments longs, qui doivent attirer notre attention, en vue de l'étude de la transformation des muscles lisses en muscles striés, puisque ces derniers montrent plus d'affinités avec les filaments longs des muscles striés qu'avec les filaments courts.

Ordinairement, la striation transversale des muscles lisses s'accuse d'une manière qui diffère un peu de celle des muscles qui se développent directement en muscles striés.

Dans les deux cas d'apparition des stries transversales

— les filaments courts et les filaments longs — elles sont, en effet, parfaitement transversales à l'axe longitudinal du filament.

Dans la transformation des muscles lisses en muscles striés, les stries ne sont point transversales. Elles sont obliques par rapport à l'axe long du filament. Elles n'ont pas précisément la position des stries des muscles précédents. Le filament, lui aussi, n'a pas l'air de se diviser en stries; on dirait plutôt que ce filament, étant constitué d'une multitude de fibrilles très fines, s'est enroulé en spirale très serrée. Cependant, les stries montrent le caractère histologique particulier de véritables stries musculaires, c'est-à-dire que les raies claires fines succèdent aux raies foncées plus larges, et, sous ce rapport, on ne peut les considérer autrement que les stries véritables des muscles striés.

Il reste à signaler un fait, quoique sa raison d'être me soit restée obscure. Entre les filaments musculaires qui se développent directement en muscles striés, ainsi qu'entre les filaments de muscles lisses qui sont en voie de transformation, on rencontre toujours un nombre considérable d'éléments de tissu conjonctif, qu'on reconnaît facilement à leur caractère histologique tout spécial. Il est tout naturel de se demander ce qu'ils font là, ces éléments. Prennent-ils part d'une façon ou d'une autre à la formation des fibres musculaires, et dans ce cas quel est le rôle qu'ils jouent ?

Un moment, je pensais pouvoir leur attribuer la formation de l'enveloppe qui recouvre chaque filament de muscles lisses. Mais alors, il serait nécessaire de leur attribuer le même rôle, par rapport aux filaments des muscles striés qui se développent directement ; ce qui est inadmissible, parce que la formation du sarcolemme de ces derniers, d'après les observations des auteurs, fait indéniablement partie de la cellule même, qui se différencie en fibre striée.

Évidemment, ces questions, pour être tranchées d'une manière précise et exacte, demandent à être étudiées autrement que d'après les coupes d'embryons conservés des

années et des années dans l'alcool. Toutefois, je crois devoir signaler ce fait, malgré l'absence de données qui pourraient permettre de l'expliquer d'une manière plausible.

Pour terminer ce chapitre, il reste à décrire l'aspect des éléments du système musculaire chez les Phrynes adultes.

Les muscles lisses, comme il résulte de l'étude des coupes, ne changent presque pas avec l'âge, et, chez l'adulte, ils se présentent, à peu de chose près, sous le même aspect que celui que nous leur avons connu à l'état larvaire des embryons. Naturellement, ils sont bien plus gros et plus longs chez l'adulte.

L'étude des muscles striés, dans les coupes de la Phryne adulte, nous donne quelques détails sur leur structure; sans doute, ils existent déjà chez l'embryon, mais ils sont devenus bien plus accentués et plus apparents dans les coupes de l'animal adulte. Dans les coupes transversales, notamment, on aperçoit un noyau, quelquefois énorme, ce qui est toujours en rapport avec l'épaisseur du filament musculaire. Il y a constamment un espace entre la périphérie du noyau et les parois internes du filament, qu'on pourrait supposer creux dans toute sa longueur.

Il est difficile de dire si ce creux, du vivant de l'animal, reste tout aussi vide qu'il se présente dans les coupes, ou s'il est occupé dans le premier cas par quelque substance qui se dissout dans l'alcool, ou bien s'il n'est que le résultat de la contraction amenée par un séjour prolongé dans ce liquide.

Les coupes successives d'un seul et même faisceau démontrent que le même filament contient plusieurs noyaux. Les coupes transversales ainsi que longitudinales ne permettent pas de découvrir de noyaux au-dessous du sarcolemme, comme c'est le cas pour les muscles striés des autres animaux, d'après les données des auteurs.

D'autre part, on a tout récemment constaté la présence de cellules nerveuses dans les filaments musculaires striées. On se demande donc si les noyaux des fibres striées des

Phrynes présentent aussi des cellules nerveuses, ou si les noyaux qu'on y trouve ne sont autres que les noyaux de la cellule musculaire, qui, au moment de sa différenciation histologique, se trouvaient à l'intérieur du corps de la cellule, et y sont restés sans avoir remonté à la surface du filament, au-dessous du sarcolemme, après l'apparition de la striation de ce dernier.

Évidemment, pour être élucidés, ces problèmes exigent une quantité considérable de matériaux frais, qui permettraient d'employer des méthodes spéciales pour leur étude consciencieuse.

3. — Appareil digestif des embryons du *Damon medius* Herbst.

Comme toujours, cet appareil est formé de deux parties terminales plus petites, de provenance ectodermique, et d'une partie moyenne, très grande et très compliquée, d'origine endodermique.

a. — *Bouche.*

La bouche est une fente assez grande (fig. 51, 49, *bc*). Ses parois sont tapissées d'un épithélium cylindrique dont les cellules constituantes sont très petites et surtout très étroites, mais assez hautes. En raison de leur faible épaisseur, les noyaux des cellules voisines paraissent être extrêmement rapprochées. Le protoplasma est uniformément granulé, il entoure le noyau de chaque cellule en quantité très restreinte.

Les parties externes de la bouche sont à peine constituées, et il est difficile de décrire leur forme, parce qu'elle est bien loin d'être définitive. Ce qui est certain, c'est leur dépendance intime de la base des pattes-mâchoires. Les figures 49 et 51, donnent une idée plus précise de ces formations, que ne peut le faire une description.

L'ouverture de la bouche est recouverte par la lèvre supérieure qui, en descendant, dépasse un peu la lèvre inférieure ou simplement le bord inférieur de la bouche (fig. 51).

Ainsi, depuis le quatrième stade, la lèvre supérieure s'est beaucoup développée et sa structure histologique est des plus intéressantes. Son extrémité libre est quelque peu aplatie et arrondie ; l'épithélium qui la recouvre, maintenant, fait naturellement la continuation de celui de la bouche et de l'œsophage,

Déjà dans la bouche il se présente un peu plus bas que dans l'œsophage et il conserve cette hauteur sur la lèvre; ses cellules sont plus serrées. L'espace entre les deux parois épithéliales est comblé par des muscles tendus d'une paroi à l'autre, par conséquent dans la direction dorso-ventrale par rapport au corps de l'embryon.

Cette abondance de fibres musculaires dans un espace aussi restreint, et leur disposition tout à fait particulière, rappellent singulièrement cette autre particularité anatomique caractérisant la gueule de la Baleine s'il pouvait exister une Baleine microscopique (fig. 51).

L'accumulation, dans la lèvre supérieure des Phrynes, de fibres musculaires aussi puissantes, inspire l'idée du rôle important que cet organe doit jouer dans la vie de l'animal. Cette idée se justifie davantage par l'étude de cet organe chez l'adulte. Dans les coupes de ce dernier, en effet, on voit que toutes ces fibres musculaires de l'embryon se chitinisent avec l'âge et deviennent de vraies cordes chitineuses, qui donnent à la lèvre une puissance extraordinaire et augmentent sa ressemblance avec la gueule de la Baleine.

Un faisceau frontal de fibres musculaires s'insère d'un côté à la partie supérieure des fibres de la lèvre, de l'autre côté au front de l'embryon, en séparant ainsi l'œil médian de la moitié correspondante du cerveau (la même chose de l'autre côté de la tête). Probablement que ce muscle joue le rôle d'un élévateur de la lèvre (fig. 51).

On peut admettre que cet organe, d'une force toute spéciale, joue le rôle d'une presse, qui ramollit la nourriture avant que cette dernière n'entre dans l'œsophage, où elle subit encore une pression puissante, grâce à l'organisation de ce dernier organe, et d'où enfin la nourriture bien broyée passe dans l'estomac.

Pourtant l'aspect de la lèvre supérieure pourrait donner lieu à une autre interprétation encore, sur le rôle que cet organe joue peut-être dans la vie de l'animal auquel il appartient ; c'est que les cordes dures qui remplissent l'espace interne de la lèvre, fixées aux parois chitineuses aussi, et dures par conséquent, peuvent peut-être vibrer à la moindre pression latérale des deux chélicères, et produire ainsi des sons qui seraient renforcés par la résonance des parois de la lèvre.

Ainsi le rôle de la lèvre pourrait être double, malheureusement les données sur la vie et les mœurs de cet animal nous manquent pour résoudre ces questions intéressantes.

b. — *Œsophage.*

Le passage de la bouche à l'œsophage est bien marqué (fig. 49) par deux bandes ou deux faisceaux musculaires qui viennent s'insérer aux parois latérales du tube œsophagien, tout de suite derrière la bouche.

La disposition de ces faisceaux musculaires est très caractéristique, elle mérite une attention toute spéciale.

Sauf les dimensions des faisceaux, la figure 49 est absolument pareille à la figure 47, qui représente la partie inférieure de l'œsophage, quelque peu avant sa jonction avec l'estomac.

Ainsi, l'entrée et la sortie du tube œsophagien sont pareilles, sous tous les rapports. Des faisceaux musculaires puissants s'insèrent sur ses parois latérales et, par des contractions très fortes, ils peuvent dilater la fente ou la fermer complètement en rapprochant ses parois jusqu'à ce qu'elles

soient en contact (fig. 49, 47) l'une avec l'autre.

Le mode de fixation de ces fibres musculaires aux parois œsophagiennes, est identique à celui qui est décrit ici, pour la fixation des muscles dorso-ventraux aux parois du corps. En effet, dans les figures 65, nous voyons que les fibres musculaires très fines pénètrent entre les cellules, pour se fixer sur la fine cuticule qui les recouvre, tout comme nous l'avons décrit pour les muscles dorso-ventraux.

Les deux figures produisent la même impression : on croirait volontiers que les deux faisceaux musculaires, qui s'approchent de deux côtés opposés vers les parois œsophagiennes pour s'y insérer, ne formaient d'abord qu'un seul faisceau qui passait ses fibres à travers les parois de l'œsophage et que la fente de ce dernier l'auraient coupé. C'est une impression absolument illusoire, inspirée par une symétrie parfaite dans la disposition des fibres musculaires des deux côtés opposés.

Dans les deux cas, les deux faisceaux latéraux (fig. 49, 47) aboutissent chacun de son côté à un nœud musculaire, point de jonction de plusieurs autres faisceaux, notamment d'un faisceau dorso-ventral très long et d'un faisceau latéral plus petit et occupant le côté externe du nœud.

Nous remarquerons ici, en passant, que cette disposition des muscles à l'entrée et à la sortie de l'œsophage présente une adaptation des restes des faisceaux musculaires propres aux anneaux disparus. Les détails intéressants qui concernent ces restes des anneaux transformés ont été réunis dans un chapitre spécial.

La partie du tube œsophagien, comprise entre ces deux extrémités musculaires, n'est point uniforme dans toute son étendue. Durant tout son passage à travers le collier œsophagien nerveux, le diamètre du tube est très réduit, de même que les dimensions des éléments histologiques constituants.

Dans ce passage, l'œsophage affecte la forme d'un triangle excessivement petit et ses éléments histologiques cons-

titutifs se réduisent proportionnellement; l'épithélium qui tapisse l'intérieur du tube devient presque plat sur les parois latérales et présente sur les parois dorsale et ventrale une épaisseur beaucoup plus grande et très inégale (fig. 49, 47). A vrai dire, le nom de tube ne convient point à cet organe, vu que ses contours externes, comme je viens de le rappeler, présentent une forme triangulaire. Quant à la cavité de ce triangle, ce n'est qu'une fente triangulaire, extrêmement étroite, parce que les parois du triangle sont enfoncées en dedans, de manière qu'elles se touchent toutes les trois au centre de la cavité (fig. 49).

Ayant dépassé le collier nerveux, l'œsophage s'agrandit au fur et à mesure qu'il s'approche de l'estomac. Tout aussi graduellement s'épaissit l'épithélium qui le garnit à l'intérieur; ses éléments histologiques deviennent de plus en plus cylindriques. La forme externe de l'œsophage change aussi, elle devient presque carrée ; ses parois sont tout aussi enfoncées qu'elles l'étaient dans le triangle, et l'espace interne présente une même étroitesse de la fente.

Nous savons déjà, d'après la figure 47, qu'avant de se souder avec l'estomac, l'œsophage traverse encore un passage étroit entre les faisceaux musculaires, semblable à celui qu'il traverse dès son début (fig. 49).

En sortant de ce passage, l'œsophage devient un vrai tube cylindrique, tapissé d'un épithélium cylindrique de hauteur moyenne. Il ne change plus de forme, ni d'aspect, jusqu'à sa soudure avec les parois stomacales.

Sur toute son étendue, le tube œsophagien est recouvert extérieurement par une enveloppe très lacuneuse, formée d'éléments mésodermiques qui sont à un état absolument embryonnaire.

Tel est l'aspect et la position relative des différentes parties de l'œsophage, chez les embryons à cette période de développement ; l'organe s'y présente comme un tube œsophagien simple.

c. — *Œsophage chez l'adulte.*

Tout ceci change à mesure que l'embryon devient un animal adulte : une partie très petite du tube œsophagien reste tel, tandis que sa plus grande partie se développe en un organe musculeux, d'une force et d'une puissance considérables, qu'on ne peut nommer autrement qu'un gésier.

C'est un organe qui, par sa structure extrêmement musculeuse et par ses dents chitineuses, indique de la manière la plus éloquente, la nature carnassière par excellence de l'animal qui en est pourvu.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la figure 85, qui représente la moitié d'une coupe transversale du céphalothorax d'une Phryne adulte, pour se faire une idée de cet organe. Le nombre et la force des muscles du gésier, sont tels qu'ils frappent d'étonnement celui qui les examine et rendent cet organe sans pareil.

Sur toute la longueur du tube œsophagien, on chercherait en vain, ne fût ce qu'une petite partie, qui aurait conservé quelque trace d'épithélium. Partout ce dernier a disparu, et a été remplacé par une couche chitineuse très dure et épaisse qui, dans la région où viennent s'insérer les muscles, fait de nombreux plis ayant l'aspect de petites dents. Naturellement, l'exercice de broyer la nourriture a contribué à la disparition de l'épithélium : la chitine dure et dentée est plus utile, pour cette fonction, qu'un épithélium aux cellules molles et délicates (1).

(1) Il serait du plus haut intérêt de vérifier jusqu'à quel point cette structure du gésier est conforme au mode de nourriture de cet animal. Est-il un suceur comme les Aranéïdes ? Ne serait-il pas plutôt un carnassier comme on serait porté à le croire d'après la structure de son appareil digestif, telle que nous venons de le tracer. Ce qui semble venir à l'appui de cette supposition, c'est que toutes les Phrynes possèdent des pinces et des maxillipèdes puissants, pourvus de griffes solides, alors que les véritables suceurs en sont entièrement dépourvus.

d. — *Appareil digestif proprement dit.*

Chez l'embryon, l'œsophage se soude à l'estomac dans la cavité céphalothoracique. — Le tube œsophagien s'introduit dans le cul-de-sac gastrique et enfonce la paroi de ce dernier en dedans, de sorte que la paroi gastrique l'entoure pendant quelque distance avant qu'il ne la perce pour se souder avec elle.

Après cette soudure, le sac ne conserve pas longtemps la forme d'une seule cavité ronde assez spacieuse. Il s'élargit beaucoup dans le sens transversal et, s'étranglant en deux endroits, présente trois compartiments qui communiquent d'abord (fig. 42), mais qui, plus loin, sont forcés de se partager en trois tubes isolés, pour donner passage à la paire de muscles dorso-ventraux qui traverse ici la cavité céphalothoracique.

On peut diviser l'appareil digestif proprement dit en deux parties bien naturelles, dont l'une est située dans les lacunes multiples du céphalothorax, l'autre dans l'abdomen. La première partie de l'organe digestif est formée d'un certain nombre de tubes.

On y voit de larges cæcums, logés un par un dans l'espace entre chaque paire de muscles dorso-ventraux et entrant presque dans la cavité de la base de chaque patte (fig. 50, 52). Ces cæcums sont assez longs et leur structure histologique ne diffère en rien de celle de l'estomac proprement dit. Les éléments histologiques constituants sont les mêmes cellules, très grandes, plus larges que hautes, à noyaux assez volumineux, et non granulés ; le protoplasme y est finement granuleux et excessivement vacuolé (fig. 50, 57, 42).

Chez l'embryon, d'après les coupes, le passage de la partie céphalothoracique de l'organe digestif à sa partie abdominale est très large (fig. 51). Mais il y a tout lieu de croire qu'il se rétrécit proportionnellement au rétrécissement de cette partie du corps de l'animal, qui est beaucoup

plus étroite chez l'adulte qu'elle ne l'est chez ces embryons.

Dès son entrée dans la cavité abdominale, le sac gastrique prend les dimensions correspondant à l'espace qui lui est destiné. En effet, les quatre chambres pulmonaires, les organes génitaux, l'artère dorsale et d'autres vaisseaux sanguins, tout cela réunit n'occupe qu'un tiers de la cavité abdominale, les deux autres tiers sont occupés par l'appareil digestif, ce qui permet d'apprécier son volume.

Dans les coupes longitudinales, ainsi que transversales, il se présente comme divisé en compartiments isolés qui toutefois communiquent. Ils sont répartis avec une symétrie absolue, comme on peut s'en convaincre d'après les figures (56, 57). La structure histologique des parois de tous ces compartiments est pareille, et elle est absolument la même que celle des parois des tubes stomacaux dans le céphalothorax.

Au niveau de l'anneau abdominal 10, l'un des trois compartiments, celui du milieu, donne naissance à l'intestin (fig. 51), qui est un tube comparativement étroit. Cependant, son diamètre change beaucoup ; en sortant de ce compartiment du milieu, il est encore assez large (fig. 42) ; descendant toujours et s'approchant du côté ventral, il s'amincit beaucoup et pendant un trajet assez court conserve l'aspect d'un tube excessivement étroit; puis il commence à s'élargir tout aussi imperceptiblement qu'il s'amincissait auparavant et, ayant atteint la largeur qu'il avait en sortant du compartiment du milieu, formant ainsi la poche stercorale des auteurs, il se soude avec le rectum.

Quant à la structure histologique, dans les cæcums gastriques céphalothoraciques et dans ceux des compartiments qui occupent la partie supérieure de l'abdomen, elle ne diffère en rien de celle des parois de l'estomac ; toutes les parois sont semblables sous ce rapport, tapissées qu'elles sont d'une couche unicellulaire formée de cellules plus larges que hautes, au protoplasme assez vacuolé, contenant un noyau pas trop volumineux. La structure de la partie la plus étroite de l'in-

testin présente un tout autre aspect : les cellules qui recouvrent ses parois internes sont très hautes et extrêmement étroites, le protoplasme ne renferme point du tout de vacuoles, le noyau est très petit, proportionnel cependant au volume de la cellule même.

Le rectum, dans les coupes transversales, se présente sous forme d'une fente assez longue dans la direction dorso-ventrale, fente qui aboutit à une autre beaucoup plus courte, disposée dans une direction perpendiculaire à la première (fig. 46). Cette dernière fente est l'ouverture anale. Les parois en sont garnies de cellules plus hautes que larges ; elles sont mêmes assez étroites et renferment un petit noyau.

Ainsi, en résumé, l'appareil digestif a la forme suivante : après sa soudure avec l'œsophage, ou plutôt le gésier, il affecte la forme d'un sac qui, se ramifiant d'une manière parfaitement symétrique, envoie des tubes vers les côtés latéraux du céphalothorax. Puis il prend la forme de trois compartiments réunis dans la direction latérale, et enfin il se réduit a un seul large tube, pour traverser la limite du céphalothorax et de l'abdomen. Ayant franchi ce passage, il s'élargit bientôt dans la cavité abdominale. Cependant, les muscles dorso-ventraux qui traversent plusieurs fois cette cavité des deux côtés latéraux, forcent ce sac énorme à se plier et à se recourber, ce qui se produit toujours avec une symétrie absolue. Au niveau du quatrième segment abdominal, le sac se plie de nouveau de manière à présenter trois compartiments réunis dans la direction également latérale. Le compartiment du milieu se transforme en donnant issue à l'intestin, qui désormais présentant un tube étroit et non ramifié, parcourt tout l'abdomen et avant d'arriver au rectum, il s'élargit en une poche à l'intermédiaire, laquelle se soude avec ce dernier ; tandis que les deux compartiments latéraux en se divisant en un nombre de compartiments de dimensions variées (cæcums hépatiques), accompagnent l'intestin moyen et descendent aussi jusqu'au rectum (fig. 51, 56, 57).

Comme on le voit d'après les figures ci-dessus indiquées, il n'y a pas traces de formation de tubes de Malpighi dans la partie inférieure de l'abdomen. Se développent-ils plus tard, ou n'existent-ils pas du tout — les coupes de Phryne adulte ne nous renseignent pas sur cette question.

4. — Glandes coxales.

Dans les coupes transversales, on trouve, dans la cavité céphalothoracique des embryons de *Damon medius* Herbst, deux agglomérations de petits tubes disposés symétriquement des deux côtés du tube œsophagien. On trouve également dans les coupes longitudinales ces mêmes tubes, longeant les bases de toutes les pattes, depuis la première paire d'appendices et jusqu'au commencement de la base de la dernière paire de membres. Ils occupent donc une étendue assez considérable. Dans toutes les séries de coupes longitudinales ou transversales, on les aperçoit dans la région du céphalothorax ci-dessus indiquée, dans toutes les sections possibles, de même que de toutes les dimensions. Une seule et même coupe nous les montre coupés en long, en large, obliquement ; on en voit qui sont d'un diamètre assez grand ; d'autres, tout à côté, qui sont très étroits ; on les aperçoit aussi dans toutes les coupes, à toutes les phases de leur développement. Cette circonstance nous permet de nous rendre compte facilement du mode de leur formation. C'est d'autant plus facile qu'une pareille étude des stades successifs ne nous oblige pas à les chercher dans les coupes de différents stades de l'embryon. Ceci n'est point nécessaire : on les trouve réunis, non seulement dans une seule et même phase du développement de l'embryon, mais encore dans une seule et même coupe. Et, d'ailleurs, ils ne paraissent qu'au dernier stade que j'ai eu à ma disposition.

Une coupe transversale ou longitudinale, prise au hasard, pourrait servir comme un bon exemple (fig. 53 et 54). Effectivement, étudiant un peu quelques-unes de ces figures, on

voit très nettement les sections de petits tubes les unes à côté des autres. Elles sont toujours plus rapprochées de l'œsophage et du côté dorsal, tandis que du côté ventral — dans les coupes transversales, — ou du côté des bases de membres — dans les coupes longitudinales, — on voit des agglomérations plus ou moins compactes du tissu conjonctif, adhérant intimement aux sections de ces tubes (fig. 52, 53, 54).

Il n'est point difficile de reconnaître tout de suite que ce ne sont point là des amas irréguliers de tissu conjonctif. Tout au contraire, comme le font voir les noyaux de ce tissu, ce dernier est en train de former des tubes pareils à ceux auxquels il adhère, tubes qui sont déjà bien développés et auxquels il a donné naissance.

Le mode de cette formation est des plus simples : comme il a été dit, le tissu est très compact, mais, par-ci par-là, les cellules constituantes, s'écartant les unes des autres, laissent un espace libre, d'une forme irrégulière d'abord. Peu à peu elles se rangent, de manière à faire un rond autour de cet espace : c'est le début de la formation du tube, et c'est ainsi que son développement se présente en coupes transversales (fig. 53, 54). Dans les coupes longitudinales de ces formations, on remarque que les cellules du tissu conjonctif se rangent de manière à présenter l'aspect de tendons qui, toujours par paires, s'étendent à une certaine distance dans la même direction (fig. 54, *td*, 47, *td*, 53, *td*).

Cette direction est toujours la même : la jonction de la base des membres avec le céphalothorax du côté ventral, à son point le plus enfoncé dans la cavité du corps (fig. 47, 54).

La structure intime de ces tubes, au moment du début de leur développement, est encore embryonnaire ; les cellules constituantes gardent le caractère originaire du tissu dont elles viennent de se détacher ; elles sont plutôt larges que hautes, leur nombre est très réduit, les noyaux des cellules voisines se trouvent donc très écartés (fig. 47, 54, 53).

Petit à petit, cet aspect se modifie : le nombre de cellules,

entrant dans la formation du tube augmente par voie de division; elles grandissent en même temps, ce qui les oblige à se serrer de plus en plus. Naturellement, ceci contribue aussi au changement de leur forme; en se serrant les unes contre les autres, elles deviennent très hautes, les noyaux des cellules voisines se trouvent très rapprochés et le caractère primitif du tissu conjonctif disparaît ainsi, remplacé par celui de l'épithélium cylindrique, qui, en définitive, tapissera les parois intimes de la cavité de ces tubes (fig. 47, 54, 53).

Cependant, le rôle de ces agglomérations spéciales du tissu conjonctif ne se borne pas à la formation des parois internes des tubes en question; ayant formé l'épithélium cylindrique à leur intérieur, il le revêt extérieurement d'une enveloppe mince, constituée de cellules très petites, formant un réseau plutôt qu'une couche; peu à peu, ces dernières prendront le caractère des éléments du tissu musculaire.

A en juger d'après les données que nous offrent les séries de coupes, la formation de ces tubes a commencé d'abord tout le long des parois latérales œsophagiennes, et continue en s'avançant vers les côtés latéraux du céphalothorax, par conséquent vers les bases des membres. C'est pour cette raison que, dans cette direction, on remarque aisément les divers degrés de leur développement (fig. 47, 53, 54).

Ces agglomérations latérales de tubes dans la cavité céphalothoracique des embryons de *Damon medius* ne sont autre chose que les glandes coxales. Par leur position anatomique et leurs affinités histologiques, elles montrent une ressemblance frappante avec les coupes des glandes identiques chez les divers Arachnides, dont les figures accompagnent les ouvrages des auteurs. Pour ne pas abuser des citations, je n'indiquerai que les figures qui accompagnent l'ouvrage de Sturany, entre autres celle qui représente la coupe transversale de ces glandes chez l'*Euscorpius carpathicus*, pour la comparer avec les figures 47,53,54, des coupes également transversales de l'embryon

de *Damon medius*. Et, d'après les figures 4 et 5 de la planche de l'ouvrage qu'on vient de citer, nous voyons que chez le *Telyphonus giganteus* Lac. (fig. 4), et chez le *Galeodes araneoides* Pallas (fig. 5), les glandes coxales, en forme de tubes très contournés et enroulés, longent les bases des membres de ces animaux absolument de la même manière que nous l'avons constaté pour les embryons qui nous intéressent ici; elles ont aussi presque la même étendue.

Cependant, il ne faut pas passer sous silence une petite différence qui se fait voir tout de suite : c'est la striation d'une partie de l'épithélium (partie externe) qui tapisse les glandes coxales, striation que tous les auteurs sont unanimes à considérer comme caractéristique de la structure histologique de ces glandes.

Cette striation fait défaut dans la structure des glandes coxales des embryons du *Damon medius*. Est-ce un défaut permanent ou passager? il est difficile de le dire. Vu l'état absolument embryonnaire dans lequel se présentent la plupart de ces organes, on pourrait admettre que la striation en question apparaît avec l'âge adulte. Malheureusement, les coupes de Phryne adulte que je possède et qui m'ont été d'une si grande utilité pour élucider beaucoup de questions, ne peuvent nous renseigner au sujet de ces glandes, comme d'ailleurs dans tous les cas où il s'agit d'organes délicats, parce que ces derniers s'y présentent dans un état tellement méconnaissable, qu'on n'oserait se risquer à rien affirmer à leur sujet en ayant une base si peu solide.

La plupart des auteurs qui ont signalé cette striation des cellules épithéliales des glandes coxales des Arachnides ont eu comme objet de leurs recherches des animaux adultes, ou tout au moins de jeunes exemplaires déjà sortis de l'état embryonnaire. Cependant, les cas où elle apparaît encore chez les embryons non éclos ne sont pas tout à fait inconnus, Fauwck, notamment l'avait constaté pour le *Phalangium*.

Ces données nous engagent à laisser ouverte cette ques-

tion de la striation des éléments constitutifs de l'épithélium des glandes coxales chez les Phrynes, plutôt que de hasarder quelque supposition peu fondée.

Autrement importante est la question des canaux excréteurs par lesquels les glandes coxales s'ouvrent au dehors. Chez les embryons du *Damon medius* Herbst, on en trouve deux paires assez longs et larges : la première est sur le point de déboucher à la base du troisième membre, entre ce dernier et le quatrième (fig. 52, *cod*), la seconde paire entre le quatrième et le cinquième membre (fig. 52, *cod'*).

Comme on le voit, d'après la figure 52, les deux canaux d'un seul et même côté du céphalothorax communiquent; on peut les considérer comme formant un seul canal, qui débouche par deux ouvertures distinctes, disposées à la base de deux membres situés l'un en avant de l'autre.

J'ai dit que les canaux sont prêts à déboucher, mais aucun d'eux n'est encore ouvert au dehors. Il est très fâcheux de ne pas pouvoir dire s'ils déboucheront par paire de chaque côté, ou par un seul orifice, le second ayant avorté.

Voici les considérations qui rendent cette dernière supposition probable : jusqu'à présent, la multiplicité des canaux excréteurs des glandes coxales n'a été constatée que pour *Limulus*. Chez tous les représentants des Arachnides qui ont été soumis à des recherches sous ce rapport, on ne les trouve représentés que par une seule paire, rarement par deux.

J'ai décrit plus haut, chez les embryons des Phrynes, le mode de développement des glandes coxales aux dépens du tissu conjonctif qui les loge. J'ai aussi noté que, du côté des bases de membres, les tubes de ces glandes — qui se présentent, rappelons-le bien, à tous les degrés du développement — sont moins avancés que ceux rapprochés de l'œsophage. Quelquefois même, les premiers sont dans un état tellement embryonnaire qu'on les prendrait volontiers pour de simples tendons du tissu conjonctif, si leur disposition par paire n'inspirait pas l'idée que ce sont

les tubes en état de formation. A la base de chaque patte des embryons qui nous intéressent, on trouve ces tubes embryonnaires, et rien ne s'oppose à l'idée que ces tubes pourraient tout aussi bien se développer en canaux excréteurs pareils à ceux qui se sont déjà formés (fig. 47, 52, 53, 54).

Et du moment que c'est possible, rien n'empêche d'envisager les tubes qui touchent les bases des pattes — et qui se présentent à l'état embryonnaire au moment où les autres se montrent déjà presque à la fin de leur développement, — comme les rudiments des canaux excréteurs des glandes coxales de *Limulus*. Chez les Phrynes, ces rudiments ne se développent en canaux permanents qu'au nombre d'une ou deux paires de chaque côté; encore est-il fort probable que l'un d'eux s'atrophie de chaque côté, tandis que tous les autres canaux embryonnaires avortent, comme chez la plupart des Arachnides.

Pour arriver à l'idée que ces rudiments de canaux existent aussi chez d'autres représentants des Arachnides, il suffit de comparer les planches qui accompagnent les ouvrages des auteurs sur les glandes coxales.

Tous ont constaté la présence, en grande abondance, du tissu conjonctif qui englobe les glandes coxales; ce fait a été considéré aussi comme un trait caractéristique et important pour les glandes coxales.

Naturellement, son importance s'est encore accrue depuis que nous savons le rôle que ce tissu joue dans l'origine et le développement de ces glandes, rôle qu'on ignorait absolument.

Ainsi, dans la figure 16 (*Es*), de la planche II de l'ouvrage de Sturany, on voit très bien un tube formé de tissu conjonctif, représentant un vrai état embryonnaire de la glande coxale à laquelle il adhère. L'auteur le nomme aussi un petit sac de tissu conjonctif (Bindegewbessäckchen); il fait même un pas — très incertain d'ailleurs — vers la réalité en ajoutant de suite un autre mot d'explication « Endsäckchen »

— les culs-de-sacs terminaux. Mais il laisse ces deux explications au choix du lecteur. Dans la description des glandes coxales de l'*Euscorpius carpathicus* L., il nomme le tissu conjonctif, accumulé surtout dans les détours du tube glandulaire, « Marcksubstanz » ; il dit aussi qu'on y trouve des lacunes, qui probablement se réunissent en un canal qui communique avec des lacunes périphériques. Il ajoute que ce sont ces mêmes lacunes et canaux que Ray Lankester considère comme les vaisseaux sanguins (p. 7).

Ayant trouvé tout cela, ayant remarqué — et très justement d'ailleurs — que la différence de structure est très faible entre ces lacunes et ces canaux, les tubes et les vrais canaux de la glande et le tissu conjonctif lui-même, qu'elle ne consiste que dans l'absence de la striation qui caractérise l'épithélium des tubes de la glande coxale, l'auteur ne s'arrête pas plus longtemps sur ces formations et ne se demande pas quel peut être le rôle de ces lacunes, qui se rangent en conduits contigus aux tubes glandulaires, et qui s'entrelacent même avec ces derniers.

Il me semble, que l'étude des coupes des embryons du *Damon medius* Herbst nous renseigne d'une manière suffisamment claire et précise sur le rôle de ces formations rudimentaires de tissu conjonctif, englobant les glandes coxales.

Se basant sur ce fait, que les glandes coxales des Dipneumones débouchent à la base de la troisième paire d'appendices, et celles de tous les autres Arachnoïdes, à la base de la cinquième paire, l'auteur croit nécessaire d'admettre que les néphridies — qu'il considère comme étant l'origine des glandes coxales — devraient se conserver chez les Arachnoïdes au moins au nombre de deux paires.

Cette hypothèse était déjà assez solidement basée et cependant l'auteur avait, comme il vient d'être démontré, plus qu'il ne le supposait de faits pour l'appuyer encore davantage. Ainsi les données exposées dans ce chapitre élargissent la base de cette hypothèse et prêtent en même temps à cette dernière le caractère d'un fait presque établi.

5. — Appareil circulatoire.

L'appareil circulatoire des embryons du *D. medius* est à l'état embryonnaire, comme nous le prouvent les coupes.

C'est le vaisseau dorsal ou cœur, qui se forme d'abord et nous avons appris dans le stade précédent la manière dont il apparaît. Il a avancé un peu dans son développement chez les embryons qui nous intéressent ici.

Il est devenu plus long et plus large; il commence tout en haut tout de suite au-dessous de la partie dorsale du cerveau, par les deux artères (fig. 47) disposées des deux côtés de l'œsophage; suivant le trajet de ce dernier et descendant à quelque distance du côté dorsal, ces artères, sous forme de simple fente, se rapprochent l'une de l'autre de plus en plus et finissent par se souder, formant un vaisseau de forme triangulaire. Maintenant ce vaisseau est tout près de la paroi dorsale de l'œsophage. Après la soudure de ce dernier avec l'estomac, le vaisseau, qui était assez large quand il présentait la forme triangulaire, se rétrécit beaucoup, affectant une forme de plus en plus ronde.

La structure histologique de ces formations, c'est-à-dire des deux fentes et du vaisseau triangulaire qui est le résultat de la soudure, est des plus simples. Elle est même si simple qu'elle ne montre pas trace des éléments histologiques constituants. On dirait qu'elle ne consiste qu'en une membrane absolument homogène, espèce de cuticule, excessivement mince (fig. 47, *vev*).

Cette simplicité dans la structure intime disparaît à mesure que le vaisseau devient de plus en plus rond et qu'il longe le côté dorsal, non plus de l'œsophage, mais de l'estomac (fig. 42, 51).

Dans cet état, il suit le canal digestif jusqu'au premier anneau abdominal. On reconnaît aisément que les parois de ce tube rond sont formées d'éléments mésodermiques, puis-

qu'ils y conservent encore l'aspect fusiforme qui caractérise l'état embryonnaire des cellules du feuillet moyen. On remarque aussi que, dans l'intérieur, le tube ne reste pas vide, mais que les cellules qu'on voit de temps en temps dans les coupes présentent un autre caractère ; elles sont rondes et presque privées de protoplasme. Quelquefois on en distingue quatre dans une coupe, tandis qu'on n'en rencontre pas une seule dans plusieurs autres coupes successives. Deux fibres très fines, disposées vis-à-vis l'une de l'autre des deux côtés du vaisseau, l'attachent à l'enveloppe musculaire externe de la paroi stomacale du côté dorsal (fig. 42).

Ce petit vaisseau change notablement à mesure qu'il s'approche du premier anneau abdominal. Il devient de plus en plus large, ses parois gagnent beaucoup en épaisseur. Les éléments mésodermiques qui étaient dispersés extérieurement autour de lui, se sont unis pour former un péricarde (fig. 52 *bis*). A partir de ce point, c'est un cœur.

Son volume n'est pas très grand ; il arrive au dixième anneau abdominal en conservant son aspect de la figure 52 *bis*. Mais à partir de cet anneau, il diminue de largeur, le péricarde le serre de plus en plus étroitement et enfin il disparaît. Le tube du vaisseau continue encore son parcours et bientôt se perd aussi.

Les coupes transversales ne donnent pas une idée précise de la structure histologique du cœur, et, pour en avoir une, il faut examiner les coupes longitudinales ; on comprend alors pourquoi les coupes transversales sont insuffisantes sous ce rapport.

Effectivement, les parois de ce tube sont formées de muscles circulaires par excellence, qui, en section transversale, ne donnent point une idée juste de leur disposition.

Dans les coupes longitudinales, on voit les filaments musculaires lisses, circulaires, posés l'un à côté de l'autre tout le long du tube. Ils sont très nombreux, vu que la longueur du vaisseau est assez considérable, tandis que l'épaisseur des filaments est insignifiante.

A mesure que l'embryon grandira, le tube du cœur s'allongera proportionnellement, cependant sans augmentation du nombre des filaments circulaires. Ce nombre est déjà stable, et l'allongement du tube ne se produira qu'aux dépens de l'épaississement de ces filaments qui deviendra considérable chez l'animal adulte.

Outre le vaisseau dorsal ou cœur, il y a d'autres vaisseaux de formes et de dimensions très variées.

En premier lieu, au niveau où, du côté dorsal, se perd le vaisseau dorsal, apparaît du côté ventral un vaisseau, d'abord petit, puis qui devient deux fois, et plus tard quatre fois plus grand qu'il ne l'était au moment de son apparition.

Ce vaisseau est d'une forme tout à fait caractéristique : il est, dès son début, oblong, et reste tel jusqu'à son point terminal. Ses parois sont formées de fibres musculaires, et d'une coupe à l'autre on y distingue, d'une manière très nette, des noyaux ovales qui sont propres aux filaments de ces fibres. Aux deux extrémités de ce vaisseau, on remarque des amas de cellules dont il est difficile de préciser l'origine (fig. 70, 71) ; elles sont munies de grands noyaux ronds ; quant au contour du corps entier de ces cellules, on ne peut rien en dire parce qu'elles sont serrées les unes contre les autres et enfermées entre la paroi externe épaisse et une paroi interne mince, qui les séparent, l'une de la cavité du vaisseau (fig. 70, 71), et l'autre de la cavité du corps.

A l'intérieur du vaisseau, on voit aussi des cellules à noyaux énormes et dont le protoplasme est très vacuolé (fig. 70).

Sur le côté externe des parois de ce vaisseau adhèrent des cellules du tissu conjonctif, qui forment là une couche d'épaisseur variable (fig. 70, 71).

Des fibres musculaires très fines sont attachées aux deux bouts latéraux du vaisseau (fig. 70), mais il est difficile de suivre leur trajet jusqu'à leur point de fixation, et pour cette raison, elles sont restées inconnues.

Vers la fin de son parcours, ce vaisseau devient de plus en

plus petit, et enfin se termine de la même manière qu'il avait paru.

Comme le montre la figure 70, ses parois longues sont parallèles à la face ventrale de l'abdomen. Effectivement, nous avons affaire à un vaisseau ventral très puissant, qui fait pendant à l'artère dorsale, ou cœur.

Il est à regretter que la période du développement dans laquelle se trouvent les embryons qui nous intéressent ici n'offre pas du tout de données qui nous permettraient de préciser le caractère de ce vaisseau, ainsi que ses rapports avec l'artère dorsale. Nous ne pouvons donc rien en dire : est-ce une artère ou une veine? Les coupes de Phryne adulte, auxquelles nous nous sommes adressée maintes fois pour compléter notre étude des coupes des embryons, ne peuvent nous rendre service dans ce cas-ci, parce que, précisément, le système circulatoire y est si mal conservé dans les coupes, qu'on n'y reconnaît que l'artère dorsale, et encore grâce à son enveloppe musculaire très épaisse. On ne trouve pas trace d'autres vaisseaux, comme s'ils n'existaient point chez les Phrynes adultes.

En dehors des deux grands vaisseaux, l'un dorsal et l'autre ventral, que nous venons de décrire, plusieurs, bien plus petits, se sont accusés chez les embryons qui nous occupent ici, ainsi que nous le démontre l'étude des coupes de ces embryons.

C'est précisément la région de l'intestin proprement dit qui se montre très riche en petits vaisseaux. Ils apparaissent dans le tissu conjonctif qui remplit tout l'espace entre l'intestin et les sacs hépatiques. Ils y naissent brusquement, y parcourent une certaine distance, et puis se perdent. Ainsi, leur disparition est tout aussi brusque que leur apparition.

Leur mode de formation est très simple : trois ou quatre cellules de tissu conjonctif, dont les éléments sont en général très dispersés, se rapprochent tout d'abord ; leur protoplasme devient très compact, très serré, ce qui diminue de beaucoup son volume. Ces cellules se groupent, de manière à former

un cercle, dont la cavité n'est jamais très spacieuse, attendu que ses parois ne comptent que quatre ou cinq cellules au plus.

Ainsi formé, le petit vaisseau se distingue du tissu environnant qui lui avait donné naissance, d'autant plus que ses parois se revêtent extérieurement d'une mince couche musculaire, formée de très petites cellules fusiformes qui les séparent de leur milieu natal. Il s'allonge ensuite aux dépens de la multiplication des cellules constituantes de ces parois. Quelques-uns de ces petits vaisseaux se subdivisent en deux tubes plus petits encore qui, longtemps, restent intimement liés, et continuent de s'allonger chacun pour son propre compte, en restant côte à côte.

Quelques-uns de ces tubes naissent dans l'enveloppe externe de l'intestin même (fig. 67). Nous avons eu l'occasion de faire connaissance avec la structure de cette enveloppe, qui ne diffère pas beaucoup du tissu remplissant tous les espaces entre les plis, les cæcums gastriques et l'intestin. Cette enveloppe est formée de cellules fusiformes, un peu plus serrées que les cellules du tissu conjonctif environnant, qui est très lâche. Les deux tissus passent imperceptiblement l'un dans l'autre, et leurs limites se confondent complètement. J'insiste sur ce fait pour faire voir qu'il n'y a pas de différence, si ce n'est dans la position, entre l'origine des petits vaisseaux qui naissent dans le tissu conjonctif, et ceux qui apparaissent dans l'enveloppe externe de l'intestin, vu que cette enveloppe elle-même est originaire de ce tissu.

La direction de tous ces petits vaisseaux est toujours la même : ils suivent l'intestin en descendant. Ceux qui naissent dans l'enveloppe musculaire de ce dernier, un de chaque côté, le suivent pendant quelque temps, sans sortir de leur milieu natal. Leur volume augmente, et quand ils ont atteint une certaine largeur, tous les deux se divisent, tout en restant unis avec leur moitié. Cependant, peu à peu, les deux vaisseaux, nouvellement formés de chaque côté de

l'intestin, se détachent l'un de l'autre en s'éloignant de plus en plus. En même temps, ils sortent en dehors de la limite de l'enveloppe intestinale.

Il se peut que la sortie des vaisseaux de l'enveloppe intestinale ne se produise pas simultanément pour tous les quatre vaisseaux. Il peut arriver que de chaque côté ne se détache qu'un seul des deux vaisseaux, pour pénétrer dans le tissu conjonctif environnant, tandis que celui qui reste grandit encore jusqu'au diamètre qu'il avait au moment de sa division, et se divise encore une fois en deux petits vaisseaux parfaitement égaux. Ils s'éloignent d'abord l'un de l'autre et quittent ensuite l'enveloppe intestinale. Cela a lieu des deux côtés de l'intestin (fig. 67).

Dans quelques-unes des coupes, il arrive de rencontrer un groupe de cellules du tissu conjonctif, à une certaine distance de chaque côté de l'intestin. Chaque groupe est si grand qu'il se divise en deux, dès le commencement; les deux petits groupes, sans se séparer, donnent naissance à deux petits vaisseaux, jumeaux pour ainsi dire, qui se forment dans un voisinage très rapproché (fig. 67). Ils grandissent un peu, tout en restant côte à côte, et ne se quittent qu'après avoir fait ensemble un trajet assez long.

Le nombre et la position de ces petits vaisseaux, par rapport à l'intestin, varient d'un embryon à l'autre. Cependant, l'apparition d'au moins une paire de vaisseaux — un de chaque côté de l'intestin, — dans la paroi musculaire intestinale, et leur migration tardive dans le tissu conjonctif, peuvent être considérées comme la règle commune pour tous les embryons.

Il est curieux de constater que cette apparition de petits vaisseaux n'a lieu que dans la région de l'intestin assez éloignée des organes de respiration (fig. 67), dans le voisinage desquels on chercherait vainement la présence de tubes pareils.

On pourrait même se demander s'il faut vraiment les considérer comme faisant partie du système circulatoire?

L'absence de connaissances précises sur l'organisation des Phrynes adultes d'un côté, et sur le mode de formation, ainsi que l'aspect général de ces tubes, de l'autre, ne nous permet pas de leur prêter un autre rôle. Il se peut que ce rôle soit bien différent de celui qu'ils exercent en réalité, par exemple qu'il soit celui de certaines glandes? Mais le moyen de distinguer sans autres indices plus précis, par la structure toute embryonnaire, les petits vaisseaux, des petits tubes de glandes, au moment de leur différenciation!

De quelle manière se produira la réunion de tous les vaisseaux décrits ici? quel aspect présentera le système circulatoire au moment où son développement sera complètement achevé?... autant de questions auxquelles, faute de données nécessaires, on ne peut répondre, malgré tout l'intérêt et toute l'importance qu'elles présentent, à tous les points de vue.

6. — ENDOSTERNITE.

Les premiers signes distincts de la formation de l'endosternite se montrent au quatrième stade. Cette ébauche consiste en une accumulation d'éléments purement mésodermiques, ayant la forme typique de cellules fusiformes. L'ensemble présente une plaque formée par une couche de plusieurs rangées de cellules, étendues transversalement. La plaque elle-même traverse le céphalothorax dans cette dernière direction et se trouve placée au-dessous de l'œsophage et derrière le système nerveux thoracique. Dans la direction longitudinale, cette plaque est très peu développée encore, tandis que dans le sens transversal elle longe le côté dorsal du système nerveux et ses deux extrémités se fixent chacune au côté correspondant de la base de la seconde paire de membres thoraciques.

L'absence de stades intermédiaires entre le quatrième et le cinquième ou dernier de cette histoire du développement des Phrynes, ne nous permet point de nous faire une idée

précise sur le mode de la différenciation histologique de cette ébauche de l'endosternite.

Au dernier stade, cette différenciation se présente complètement achevée, et la preuve, c'est qu'elle ne se distingue en rien de celle de l'endosternite des Phrynes adultes. Il suffit de comparer la figure 84, représentant une coupe de l'œsophage d'une Phryne adulte avec la figure 41, faite d'après une coupe de la même région d'un embryon au dernier stade.

Par sa constitution histologique, le tissu de l'endosternite rappelle énormément celui du cartilage des Vertébrés : un milieu d'une substance presque homogène, hyaline, percée d'une multitude d'alvéoles, renfermant chacune une ou deux cellules. Cependant en étudiant attentivement ce milieu, on lui reconnaît, du moins chez l'embryon, une structure stratifiée ou plutôt fibreuse, quoique très peu distincte. On peut supposer que, primitivement, ce milieu ou cette substance fondamentale était formée de fibrilles très fines, qui, à ce dernier stade, montrent une coalescence plus ou moins prononcée.

Sous ce rapport, l'endosternite se rapproche beaucoup de la structure des muscles lisses des Phrynes et il est très probable que ce sont ces derniers qui ont donné naissance à la formation de l'endosternite. Effectivement l'endroit de la fixation d'un faisceau de muscles lisses (fig. 65, 68) ne se distingue pas beaucoup du tissu cartilagineux de l'endosternite (fig. 41).

Évidemment le développement de l'endosternite se produit au dépens des cellules emprisonnées dans la substance hyaline qu'elles dégagent. Chaque cellule, ayant atteint un certain volume, se divise en deux cellules qui se séparent par une cloison formée d'une substance fibreuse sécrétée par elles. Les fibrilles nouvellement formées glissent leur extrémité entre les fibrilles déjà existantes et deviennent ainsi les parties constituantes d'un tout.

Mais si la structure histologique de l'endosternite des

embryons du dernier stade a presque atteint son état définitif, la forme n'est pas dans le même cas. Bien loin de présenter sa forme définitive, l'endosternite cependant fait quelque progrès dans ce sens depuis le quatrième stade.

Il a toujours la forme d'une plaque transversale qui divise la cavité céphalothoracique en deux moitiés, dorsale et ventrale ; la première est occupée par certaines parties de l'appareil digestif et par les glandes coales, la seconde loge exclusivement le système nerveux ventral.

La plaque est mince dans sa partie moyenne et s'élargit vers ses côtés latéraux où viennent se fixer les faisceaux des muscles multiples du céphalothorax. Elle se bifurque à l'endroit où les deux rubans musculaires viennent s'insérer sur les deux côtés de l'œsophage pour fixer leurs extrémités latérales aux deux troncs cartilagineux de l'endosternite. C'est dans ces dernières conditions que l'endosternite remonte vers la base de la seconde paire de membres thoraciques, accompagnant le trajet des glandes coales.

7. — DÉVELOPPEMENT DES ORGANES RESPIRATOIRES.

Les organes respiratoires, ou livres des poumons des auteurs, se développent excessivement tard chez les embryons de *Phrynus*. Nous avons vu que le stade précédent ne montre que des traces, à peine marquées, de ces formations. Le stade du *Damon medius* Herbst, qui nous occupe ici, nous les présente déjà dans un état de différenciation histologique bien avancée ; toutefois, celle-ci est loin d'être terminée, et cependant ces embryons sont presque des larves, prêtes à éclore.

Dans la figure 55, nous les voyons en coupe longitudinale et à un faible grossissement. La coupe a passé à travers les deux organes, d'un côté du corps de l'embryon. Il est connu que les *Phrynus* ont quatre livres de poumons, disposés par deux de chaque côté de la partie supérieure de l'abdomen. Chacun est enfermé dans un sac tégumentaire interne, et possède une ouverture, stigmate, par laquelle y entre l'air.

Dans les coupes des embryons du *Damon medius* Herbst, nous voyons un des états les plus intéressants de leur évolution, parce qu'il nous permet de nous rendre compte du mode de cette formation, à partir du premier et jusqu'au dernier moment de son existence.

Rappelons que les deux grands faisceaux des muscles dorso-ventraux se trouvent plus rapprochés du côté ventral qu'ils ne le sont du côté dorsal, et que tous les deux sont disposés plus près de la ligne médiane du corps de l'embryon que de ses deux côtés latéraux. C'est un fait qui joue un rôle assez important dans la position des organes en question.

Nous voyons aussi, d'après les figures 48 et 51, qui représentent les coupes longitudinales à travers le corps entier, que tous les anneaux abdominaux sont marqués par des plis ou sacs tégumentaires externes du côté dorsal, ainsi que du côté ventral. C'est là leur aspect en section longitudinale, tandis que chez l'embryon entier (comme il a été décrit dans le chapitre sur l'*Aspect général des embryons du Damon medius*), chaque anneau en forme de pli ceint transversalement le corps ; ce n'est que sur les côtés latéraux que ces sacs sont coupés par les plis longitudinaux.

Ayant rappelé brièvement ces détails, nous pouvons nous adresser de nouveau à la coupe longitudinale latérale, représentée sur la figure 55, montrant les deux livres des poumons d'un côté du corps, qui sont en train de se différencier. On peut facilement s'assurer que ce sont deux plis ordinaires des deux anneaux abdominaux, qui se distinguent des plis des autres anneaux par leurs dimensions beaucoup plus grandes en hauteur de même qu'en largeur. Ce qui se présente ensuite, ce sont les deux enfoncements assez profonds qui séparent le pli supérieur du pli suivant, et celui-ci du troisième petit pli d'en haut (fig. 55).

L'enfoncement des téguments commence de côté et monte vers la ligne médiane du corps, par conséquent, la paroi tégumentaire qui doit s'enfoncer, se dirige tout de suite en dedans et monte vers le faisceau musculaire propre à cet

anneau. Nous avons eu déjà l'occasion de fixer quelque peu notre attention sur l'aspect extérieur assez remarquable du tégument de ces parties du corps (fig. 61). Maintenant, c'est bien le moment de l'examiner dans tous ses détails intéressants, puisque ces détails sont en rapport direct avec l'organisation histologique et anatomique des organes respiratoires.

La figure 61, nous montre la surface des téguments d'un des quatre enfoncements dont il vient d'être question. Elle s'y présente fortement ridée. A l'entrée de chaque enfoncement, les rides sont perpendiculaires à la direction de ce dernier, mais, à mesure qu'elles s'en vont dans la profondeur, leur position devient un peu oblique. Ainsi, les téguments qui s'enfoncent pour former la poche ou la chambre du livre des poumons, dès le commencement de cette formation, sont bien ridés d'une manière tout à fait régulière. C'est un fait important, vu que les rides représentent les futurs feuillets du livre des poumons. C'est donc un fait incontestable que la chambre renfermant le livre se fait simultanément avec le livre lui-même, c'est-à-dire avec les feuillets de ce dernier.

Dans le chapitre des *Téguments*, nous avons constaté que, dans les endroits situés au-dessous de chaque ride ou pli de la cuticule, on trouve une rangée de noyaux (naturellement, dans la coupe, on ne voit qu'une seule rangée dans chaque pli, tandis qu'en réalité beaucoup de rangées superposées de noyaux sont englobées par chaque pli). La figure 58, est prise sur une coupe un peu plus profonde que celle représentée par la figure 61, mais appartient à la même série. Nous n'y voyons plus les plis cuticulaires, mais des rangées de noyaux disposés dans le même ordre que les plis de la coupe précédente; ils sont prêts à être englobés par les rides. Chaque pli, en s'enfonçant, embrasse une rangée de noyaux des deux côtés (fig. 58, 69).

La figure 69, qui est la même que la figure 60, mais faite à un plus fort grossissement, nous offre le tableau très démonstratif de cette formation des feuillets. Le désordre apparent

dans les rangées des noyaux est le résultat de la conservation des embryons. Ces feuillets sont d'une délicatesse extrême à ce moment de leur différenciation, attendu que la cuticule est extrêmement tendre, privée encore de la substance chitineuse qui la rendra dure plus tard, quand la différenciation des feuillets sera complètement terminée. L'alcool les a saisis, pressés par endroits les uns contre les autres, voilà pourquoi le protoplasme des cellules des diverses rangées voisines s'est coagulé ensemble; il est évident que les rangées se sont collées les unes aux autres et les espaces réguliers qui devraient les séparer d'un bout à l'autre, forcément, ont pris l'aspect d'un réseau (fig. 69).

Toutefois, on reconnaît sans difficulté que ces traînées protoplasmiques parallèles, parsemées de noyaux, doivent être séparées d'un bout à l'autre, comme elles le sont par endroits (fig. 69). Les traînées protoplasmiques des cellules, tout aussi bien que la position de leurs noyaux, parlent très éloquemment de l'énergie qui caractérise le mode de cette formation. Une fois que les feuillets seront en place et qu'ils auront atteint la longueur nécessaire, il ne leur restera qu'à se fortifier, c'est-à-dire à sécréter la substance chitineuse qui leur donnera la dureté et l'élasticité indispensables pour la fonction propre de cet organe.

Cependant, l'expression que je viens d'employer est inexacte et peut donner une idée fausse des rapports réciproques qui existent entre les feuillets du livre des poumons. En effet, je viens de dire que les traînées protoplasmiques (les futurs feuillets) doivent être séparées les unes des autres d'un bout à l'autre, et on pourrait supposer que les feuillets sont indépendants. En réalité, il n'en n'est pas précisément ainsi : la cuticule recouvrant les feuillets est continue, non seulement sur tous les feuillets de cet organe, mais encore avec la cuticule des téguments externes qui lui a donné naissance.

Pour nous rendre mieux compte de cette continuité de la cuticule dans tous les feuillets d'un livre, nous aurons recours à deux coupes de ces organes chez un *Phrynus* adulte. La

figure 64 présente la coupe transversale, et la figure 59 la coupe longitudinale des chambres pulmonaires d'un *Phrynus* adulte. La première ne pouvait, naturellement, présenter qu'une seule chambre des poumons de chaque côté du corps, et la figure 64 ne nous montre que la section du livre d'un seul côté. Tandis que la seconde (figure 59), est faite d'après une coupe longitudinale qui a passé à travers les deux chambres, superposées d'un côté de l'abdomen. Cette dernière figure est absolument pareille à la figure 60 que nous connaissons déjà, et qui représente la même section des deux chambres superposées d'un côté de l'abdomen de l'embryon du *Damon medius* Herbst.

Voyons donc de plus près la coupe transversale du livre des poumons, dont la figure 64 nous donne l'aspect. Nous y remarquons que le tégument du corps, en se dirigeant (fig. 64) en dedans, s'enfonce dans l'intérieur de la chambre pulmonaire, longe la paroi tégumentaire externe dont il est la continuation directe, et, ayant atteint le fond de la chambre, se plie en zigzags multiples très réguliers, remplit de ces derniers toute la cavité de la chambre et, sans s'interrompre, remonte par-dessus les zigzags, y formant une couverture à double paroi (fig. 64), pour ressortir ensuite au dehors par l'ouverture de la chambre, et continuer à recouvrir le corps de l'abdomen de l'autre côté du stigmate (fig. 64), comme il le faisait avant d'entrer dans la chambre (fig. 64). C'est donc la cuticule des téguments externes qui, tout en restant en continuité avec ces derniers, recouvre les feuillets du livre des poumons.

C'est absolument la même chose que nous montre la figure 59, représentant la coupe longitudinale des deux chambres latérales des livres des poumons du *Phrynus* adulte.

Nous avons vu, dans la figure 61, que les zigzags apparaissent tous à la fois sous forme de plis ou de rides peu profondes ; que ces dernières, en s'allongeant, s'enfoncent tout aussi simultanément qu'elles ont paru. Le mode d'allon-

gement et d'enfoncement progressif dure jusqu'à ce que les plis aient pris la forme des zigzags, telle qu'elle se présente sur la coupe du *Phrynus* adulte.

Les mêmes figures 59, 64, ont fait voir que les zigzags doivent être ouverts, d'un côté dans la cavité du corps, de l'autre dans la cavité de la chambre, vers son ouverture au dehors. Par conséquent, l'air qui entre par le stigmate circule librement entre les feuillets de ce côté-ci, tandis que du côté de la cavité du corps, les espaces entre les feuillets ou les zigzags sont baignés par le sang qui y afflue, s'oxyde par l'air toujours renouvelé et va circuler de nouveau dans le corps du *Phrynus*, parce que le nouvel afflux de sang le chasse, pour y puiser de l'air pur à son tour, et ainsi de suite.

La cuticule, perméable pour les gaz, ne l'est point du tout pour les liquides, et comme les espaces externes entre les feuillets,—ceux qui s'ouvrent dans la chambre pulmonaire,—sont complètement séparés par cette cuticule de la cavité du corps (fig.58,59),l'air qui circule dans ces espaces,peut pénétrer à travers cette paroi perméable, tandis que le sang qui baigne les espaces des zigzags du côté de la cavité du corps, ne peut point sortir au dehors, à travers cette paroi imperméable pour le liquide.

Le nombre considérable des zigzags offre une surface excessivement grande et, par cela même, garantit la possibilité d'oxydation d'une quantité énorme de sang. Si on prend en considération l'étendue de la surface respiratoire présentée par les feuillets des quatre chambres que possèdent les Phrynes, on doit convenir que leur besoin de respiration est largement satisfait.

Comme on le voit, le mode de formation embryonnaire de ces organes, ainsi que leur organisation définitive chez l'adulte, sont d'une simplicité extrême, malgré la complexité de l'organe lui-même.

La structure intime des feuillets n'est pas plus compliquée que leur structure anatomique. Il a été démontré que

chaque pli de la cuticule embrasse des rangées superposées de cellules de la couche tégumentaire, qui se multiplient très énergiquement pendant la dernière période du développement de l'embryon. Au fur et à mesure que la quantité de cellules augmente par division, elles se disposent en rangées très régulières qui se succèdent en profondeur, et qui permettent au zigzag cuticulaire qui les embrasse de s'enfoncer à la même profondeur.

Comme le fait voir la figure 69, ces cellules, au moment de la différenciation de l'organe en question, ont l'aspect de filaments protoplasmiques uniformément granulés, renfermant le noyau. Comparons cette figure à une autre (fig. 62) qui montre la structure définitive des feuillets tels qu'ils se présentent chez les Phrynes adultes. La figure 62 offre une petite partie des quatre feuillets, précisément leurs bouts externes, qui regardent l'ouverture de la chambre pulmonaire.

Tout d'abord, on remarque que la cuticule qui les recouvre n'est plus lisse sur toute la périphérie du zigzag comme elle l'était sur les feuillets à la période embryonnaire (fig. 60). La figure nous la montre lisse d'un côté du zigzag, depuis son coude interne (fig. 59, 64) jusqu'au bout externe (fig. 62) ; mais ici elle se relève en plusieurs épines très longues, qui garnissent juste le coude externe du zigzag. Ayant tourné de l'autre côté de ce dernier (fig. 58), elle forme des épines moins grandes, mais très régulièrement réparties tout le long de ce côté du zigzag jusqu'à son coude interne (fig. 58). Tournant de nouveau, la cuticule monte vers le stigmate en une couche lisse (fig. 58) ; mais, faisant le coude externe du second zigzag, elle se garnit d'épines de la même grandeur que sur le premier feuillet, et s'enfonce longeant l'autre côté du second zigzag, de même que sur le premier de ce même côté, en y formant de petites épines régulières jusqu'à son coude profond. Ceci se répète fidèlement pour chaque feuillet du zigzag (fig. 58, 59).

Le côté épineux du premier zigzag touche le côté lisse du second, tandis que le côté épineux de ce dernier, vient en contact avec la paroi lisse du troisième et ainsi de suite. C'est un des exemples d'une prévoyance étonnante de la nature. Effectivement, si les deux côtés de chaque feuillet étaient recouverts d'une cuticule lisse, les feuillets voisins, à la moindre pression, adhéreraient l'un à l'autre d'une manière si intime qu'il n'y aurait plus d'espace libre entre les zigzags, et la circulation de l'air trouverait un obstacle considérable, sinon l'impossibilité complète, pour son courant. Les petites épines, recouvrant toute la surface d'un côté de chaque feuillet,les préservent du contact intime et garantissent la liberté au courant aérien. La nature s'est épargné la peine d'un travail inutile : faire des épines des deux côtés de chaque feuillet.

Le mot épine pourrait inspirer l'idée de piquants qui, au contact avec la surface lisse du feuillet voisin, la perceraient à la moindre pression. Mais il ne faut pas oublier que les épines ne sont autre chose que des papilles creuses de la même cuticule, par conséquent qu'elles ne peuvent être plus dures que cette dernière, ce qui ne leur permet point de la percer. Ce ne sont donc des épines que par leur forme pointue.

Ainsi sont formés les feuillets du côté externe ou cuticulaire. Pour ce qui est de leur côté interne ou cellulaire, les espaces entre les feuillets, comme nous le savons, sont remplis de rangées superposées de cellules. Seulement, chez l'animal adulte, ces cellules ont pris un tout autre aspect (fig. 69). Leur protoplasme, au lieu d'être uniforme, comme il l'était à la période de la différenciation de ces organes (fig. 62), est devenu spongieux (fig. 69). Des vacuoles nombreuses, séparées par des traînées très délicates et très minces de protoplasme finement granulé, remplissent le corps de la cellule. A en juger d'après les noyaux assez éloignés les uns des autres, chaque cellule doit être très grande par ses dimensions, mais elle ne l'est

point par la quantité du protoplasme qui, réuni en une masse compacte, n'occuperait qu'une partie restreinte de la cellule, la majeure partie de celle-ci étant prise par les vacuoles.

Ce caractère histologique des cellules prouve, une fois de plus, la prudence de la nature : le corps spongieux est beaucoup plus favorable pour la libre circulation du courant sanguin — et c'est lui précisément qui doit y circuler — que le protoplasma compact des cellules épithéliales ordinaires.

Il faut en convenir, le mode, la forme et la structure que la nature a choisis,pour le développement de ces organes sont irréprochables sous tous les rapports.

Il nous reste à décrire le stigmate des chambres pulmonaires et le système musculaire qui dirige le fonctionnement de toutes les parties mobiles de l'organe respiratoire.

La figure 60, qui représente une coupe longitudinale du corps de l'embryon, nous apprend que le développement de la chambre pulmonaire est très éloigné encore du moment de la formation des stigmates. La même chose est représentée par la coupe transversale (fig. 66, 68) du corps de l'embryon.

D'après ces deux coupes, on voit bien que l'entrée de la chambre est toute grande ouverte au dehors. Il n'y a pas même de faibles indices du développement des stigmates ; pas de traces d'un travail préparatoire... rien n'indique où ils seront, et quelles parties de la chambre prendront part à leur formation.

Pour nous faire une idée à ce sujet, nous aurons recours aux figures 59, 64, représentant les coupes longitudinales et transversales de ces organes dans le *Phrynus* adulte.

Les séries de ces coupes nous apprennent que l'ouverture définitive est une fente, plutôt longitudinale que transversale, par rapport à l'axe du corps de l'animal. Mais, à vrai dire, cette fente ne suit ni l'une, ni l'autre direction ; elle est oblique, et se dirige du côté latéral du corps de

l'animal, vers la ligne médiane de ce dernier, allant de haut en bas, c'est-à-dire que du point élevé du côté latéral du corps, elle descend vers la ligne médiane ventrale, y aboutissant juste au point d'insertion du faisceau musculaire dorso-ventral qui l'arrête, barrant le passage.

Cette position est une des plus commodes pour le fonctionnement de l'organe, par ce fait qu'elle garantit la libre entrée de l'air dans la chambre pulmonaire, même si l'animal est en train de courir rapidement. Effectivement, si la fente était plus haute vers la ligne médiane, et descendait vers la face latérale du corps de l'animal, celui-ci, dans une course précipitée, rasant pour ainsi dire l'air, le ferait entrer par force dans l'ouverture de la chambre pulmonaire, ce qui pourrait peut-être amener des déchirures dans ces parties délicates.

Il ne serait pas non plus rationnel de faire ouvrir les chambres vers la ligne médiane, parce que les ouvertures des quatre chambres de l'animal se trouveraient vis-à-vis, deux par deux, et l'air, expulsé par les chambres du côté droit, en sortant au dehors serait envoyé directement dans les deux chambres situées en face du côté gauche.

Ainsi la position choisie est la plus commode et la plus avantageuse. Du reste, la nature n'agit point autrement.

Quant aux soupapes qui ferment l'entrée de la chambre pulmonaire, elles sont au nombre d'une paire dans chaque chambre : une du côté latéral de la fente, l'autre à son bord ventral (fig. 64, *sp*, *sp'*). La soupape latérale (fig. 64, *sp'*) est recouverte entièrement par la soupape ventrale (fig. 64, *sp*). La première fait l'impression d'un coussinet presque détaché du tégument externe dont elle est la continuation directe (fig. 64). Le tégument externe latéral fait deux plis profonds avant de produire cette soupape, espèce de coussinet qui recouvre la majeure partie des feuillets du livre des poumons (fig. 64, 59).

La soupape ventrale est une lame à double paroi tégumentaire. Elle est trois fois plus longue que la soupape

latérale, et la recouvre complètement, de telle sorte que, outre cette dernière, elle couvre aussi les plis du tégument externe et touche celui-ci par son extrémité (fig. 64).

La soupape latérale est plus petite du côté de la ligne médiane du corps de l'animal, c'est-à-dire en bas de la fente, comme on le voit dans la coupe longitudinale (fig. 64, *sp'*). Elle devient plus grande à mesure qu'elle monte vers le sommet de la fente, ou vers la face latérale de l'animal, comme le montre la coupe transversale (fig. 64).

La soupape ventrale est aussi bien plus petite au bas de la fente, et du côté de la ligne médiane du corps de l'animal (fig. 64, *sp*) ; elle s'allonge en s'approchant du sommet de la fente (fig. 64, *sp*).

Cette disposition a sa raison d'être. En effet, l'air entre dans la fente par le sommet et sur le côté du corps de l'animal ; c'est donc ici que la fente doit s'ouvrir le plus largement et se fermer le mieux. En outre, cette disposition présente encore un avantage. Le courant aérien, si fort qu'il puisse être, ne menace en rien les lamelles des poumons, parce qu'en écartant le bout de la soupape ventrale, il se heurte contre le fond des deux plis tégumentaires (fig. 64). Ayant perdu dans ce choc sa force primitive, le courant, radouci, glisse dans le canal formé par la surface interne de la soupape ventrale et la périphérie externe de la soupape latérale, et, alors seulement, se répand entre les lamelles des poumons.

Le système musculaire des organes respiratoires est aussi simple que l'organe lui-même. Le nombre des faisceaux musculaires qui sert exclusivement à cet organe est très réduit. Mais l'organe profite aussi de l'activité des faisceaux musculaires qui ne sont point à sa disposition spéciale.

Dans le chapitre concernant le système musculaire, nous avons fait la connaissance de petits faisceaux musculaires longitudinaux qui, sur une certaine distance, réunissent le bas de chaque anneau abdominal avec son sommet (fig. 51,

48, 57). Nous avons appris aussi que ces petits muscles varient en épaisseur et en position selon les anneaux, et selon qu'ils sont situés sur le côté dorsal ou sur le côté ventral de l'abdomen (fig. 51, 48, 57).

Un de ces petits vaisseaux se prête justement au service du livre des poumons, dans chaque anneau qui en possède. A en juger d'après les coupes de l'embryon, cette adaptation ne se produit définitivement qu'au moment où tous les feuillets de chaque livre sont formés. Voilà pourquoi les coupes de l'embryon du *Damon medius* Herbst ne peuvent pas nous renseigner là-dessus d'une manière nette et précise. Ici encore nous serons obligés de nous adresser aux coupes du *Phrynus* adulte.

Toutefois, dans les coupes des embryons, nous voyons quelque tendance de la part des petits muscles dont nous venons de parler, de modifier leur position conformément à leur fonction future. Ainsi, dans les figures 51, 48, 57, les petits faisceaux arrivent juste aux plis cuticulaires qui sont en train de se former. La coupe que représente cette figure n'a pas passé par les faisceaux en entier. Mais peu importe, puisqu'on y voit quand même leur disposition et leurs rapports avec les feuillets du livre des poumons.

Les figures 48, 57, sont faites d'après les coupes de la même série de coupes longitudinales de l'embryon ; la première présente la coupe de l'embryon entier, tandis que la seconde, faite à de plus forts grossissements, ne montre que la partie supérieure de son abdomen. En comparant les figures 48 et 57, nous y trouvons les trois anneaux antérieurs qui, du côté ventral, se distinguent énormément de tous les autres anneaux par le développement extraordinaire de ces petits faisceaux musculaires longitudinaux. Dans les deux premiers anneaux, ils sont plus puissants et plus nombreux que dans le troisième en avant (fig. 57).

Examinant la figure 57, et la comparant à la figure 55, nous voyons que les deux premiers anneaux sont précisé-

ment ceux dans lesquels se développent les organes respiratoires et, naturellement, il faut supposer que cette puissance des faisceaux musculaires ne se développe qu'en vue du besoin qu'auront de leur force les organes respiratoires et les organes de reproduction.

Plus tard, nous verrons qu'il se développe, dans ces mêmes anneaux, sur la ligne médiane de l'abdomen, entre les quatre chambres pulmonaires, une plaque génitale et les organes de reproduction, et que ces derniers utilisent aussi l'activité des faisceaux musculaires en question, et même bien plus que ne le font les chambres pulmonaires.

La figure 57, nous apprend encore que tous les petits faisceaux musculaires de chacun des trois anneaux antérieurs se joignent au grand faisceau dorso-ventral de l'anneau correspondant. Le point de cette jonction forme un nœud musculaire très puissant dans chaque anneau (fig. 57, 59).

Cette union fait penser que les organes respiratoires, tout aussi bien que ceux de la reproduction, se servent non seulement de la force musculaire des petits faisceaux qui leur sont destinés spécialement dans l'anneau correspondant, mais qu'ils exploitent aussi la force des faisceaux dorso-ventraux qui se sont joints aux petits. C'est dans ce but que s'est produite cette soudure des faisceaux musculaires dorso-ventraux avec les petits faisceaux longitudinaux du côté correspondant, dans les trois anneaux antérieurs de l'abdomen. Cette soudure ne se voit nulle part ailleurs dans les anneaux suivants, qui sont privés d'organes analogues aux précédents.

Quoique les coupes des embryons indiquent déjà les rapports futurs entre ces faisceaux musculaires et les organes respiratoires, l'idée qu'on s'en fait d'après ces coupes, est bien loin toutefois d'être nette et précise.

Pour la compléter, nous allons examiner les figures des coupes du *Phrynus* adulte. Ce sont les même figures qui nous ont déjà servi maintes fois.

La figure 59, nous montre la section longitudinale de la chambre pulmonaire supérieure dans sa partie moyenne et le commencement de la chambre pulmonaire inférieure, qui, chez l'embryon, vient juste au-dessous de la première. Chez l'adulte, la position de la première chambre des deux côtés change un peu parce que l'étranglement du corps de l'animal entre l'abdomen et le céphalothorax devient bien plus étroit qu'il ne l'était chez l'embryon. Il en résulte le déplacement du sommet des deux chambres pulmonaires latérales supérieures vers la ligne médiane du corps, tandis que les deux secondes, par l'aplatissement de l'abdomen et sa dilatation dans la direction latérale, sont chacune poussées quelque peu vers le côté correspondant. C'est pour cette raison que la figure 59 nous les présente dans la position que nous avons décrite tout à l'heure.

Cette figure 59 nous apprend d'une manière très nette les rapports réciproques qui s'établissent entre les muscles et l'organe respiratoire. Un des petits faisceaux musculaires longitudinaux (fig. 59), a gagné beaucoup en puissance; le nombre de filaments musculaires consécutifs a augmenté énormément (fig. 57), et leur longueur est devenue inégale (fig. 57, *fmd*). Ils se dirigent tous vers les feuillets du livre des poumons et, à une certaine distance de ces derniers, chaque filament se subdivise en un certain nombre de fibrilles qui vont s'insérer chacune à un feuillet correspondant (fig. 59, *fmd*).

Puisque la distance entre ce faisceau musculaire et tous les feuillets de la chambre pulmonaire augmente graduellement de bas en haut, les filaments du faisceau, pour atteindre les feuillets correspondants, s'allongent graduellement à mesure que les feuillets montent, de sorte que la distance qui les sépare n'augmente point (fig. 59, *fmd*).

Il n'est pas difficile d'expliquer quel est le rôle de ce faisceau musculaire. Effectivement, embrassant toutes les extrémités internes des feuillets, il peut, en se contractant, les tirer vers lui, c'est-à-dire les retirer plus profondément dans la cavité du corps de l'animal.

Ce mouvement doit inévitablement rapprocher tous les feuillets entre eux et, par cela même, chasser l'air qui les remplit du côté externe, et le sang qui les baigne du côté interne. Tel est le mécanisme interne des organes respiratoires, ou des feuillets des livres des poumons.

Pour ce qui est du fonctionnement du mécanisme externe de ces organes, notamment le mouvement des soupapes, il se produit à la suite des contractions de deux faisceaux musculaires, comme il va être démontré. Une partie restreinte des filaments musculaires du petit faisceau, qui envoie la majeure partie de ses filaments vers les feuillets du livre des poumons, s'attache à la soupape supérieure dans sa partie la plus basse (fig. 69). Sans doute, le mouvement, qui se produit simultanément avec la contraction des feuillets, — puisque c'est le même faisceau musculaire qui, en se contractant, produit ces mouvements, — écartant l'extrémité inférieure de la soupape ventrale (fig. 58), laisse passer l'air qui, au même moment, est expulsé par les feuillets du livre des poumons.

Nous savons déjà que ce petit faisceau musculaire est intimement lié au grand faisceau dorso-ventral, et il est à supposer que le fonctionnement que nous venons de décrire est aussi en rapport direct avec les contractions de ce grand muscle. Incontestablement, c'est lui qui produit le mouvement rythmique respiratoire de l'abdomen, en même temps que, par sa partie antérieure, il met en jeu le mécanisme interne et externe de l'organe respiratoire, et régularise ainsi la respiration de l'animal.

En comparant la structure interne des feuillets des Phrynes adultes à celle des feuillets des embryons, on constate un changement notable. Le caractère de ces dernières semble confirmer parfaitement les figures et la description des feuillets des poumons d'une Aranéide, données par Mac Leod.

En effet, sur la figure 69, qui représente une coupe transversale du livre de poumon de l'embryon de *Damon medius*

Herbst, nous voyons que chaque zigzag formant un feuillet, est tapissé à l'intérieur par une couche mince de cellules très aplaties; par conséquent, entre les deux parois cuticulaires qui représentent le feuillet, on trouve deux couches cellulaires adhérentes à ces parois et séparées au milieu par une fente. On remarque aisément que les cellules de ces deux couches montrent une tendance très évidente à se placer de manière que chaque noyau de la cellule, formant la couche de la paroi supérieure, soit absolument vis-à-vis du noyau de la cellule constituant la couche de la paroi inférieure (fig. 69, *lc*).

Toutes les cellules constituant les parois cellulaires des feuillets font la même chose ; et non seulement tous les noyaux se trouvent vis-à-vis, mais encore ils se touchent.

C'est ce qu'avait décrit l'auteur qui vient d'être cité et, selon lui, ces cellules, chez les Aranéides, doivent se souder pour former les petites colonnes internes, dont le nombre considérable est réparti très régulièrement entre les deux parois cuticulaires de chaque feuillet.

La structure interne des feuillets des Phrynes adultes nous présente tout autre chose : tout l'espace interne, entre les parois cuticulaires des feuillets, est occupé par les cellules à protoplasme spongieux (fig. 69), comme il a été décrit plus haut, et on n'y voit rien de semblable aux colonnes des feuillets des Aranéides.

8. — ORGANES GÉNITAUX.

Les organes de reproduction des Phrynes se développent si tard qu'il n'est point possible, d'après les données qu'on recueille en étudiant les coupes des embryons de ce stade, de se faire une idée de leur forme et de leur organisation intime.

Il est bien connu, que les organes génitaux des Phrynes sont recouverts extérieurement par une plaque nommée plaque génitale.

Tout ou presque tout ce que nous pouvons dire sur la différenciation des organes reproducteurs chez les embryons qui nous intéressent ici ne concerne que la formation de cette plaque. Quant aux organes qu'elle recouvre, nous ne trouvons, dans les séries de coupes, que de faibles indices de leur formation future. Certainement nous pouvons constater un fait important, à savoir, que le développement interne de ces organes marche de concert avec la formation de la plaque, que ces deux formations sont intimement liées l'une à l'autre et on peut même dire qu'elles ne sont point possibles l'une sans l'autre, cependant l'évolution extérieure devance de beaucoup celle de l'intérieur.

Toutefois si les coupes ne nous instruisent pas beaucoup sur les organes de reproduction au point de vue de leur forme et de leur conformation, les données qu'elles nous fournissent sur la manière dont se produit leur développement à son début sont des plus intéressantes au point de vue général.

La figure 68 représente la partie de la coupe transversale qui embrasse ces formations d'un côté de l'abdomen, notamment du côté droit de l'animal. On y voit deux fentes, dont les ouvertures sont tournées vers le côté opposé, tandis que leurs pointes profondes (fig. 68) se regardent et vont à la rencontre l'une de l'autre. Elles s'enfoncent à un tel degré qu'elles pourraient se heurter, mais ceci n'a pas lieu en raison d'un obstacle surgissant sur leur passage : le faisceau musculaire, dont le trajet est perpendiculaire à la direction des deux enfoncements, divise cette partie bombée de l'anneau abdominal en deux moitiés, et les culs-de-sac des deux fentes aboutissent au nœud où le faisceau musculaire en question se soude avec d'autres faisceaux (fig. 68).

Cette coupe (fig. 68) offre la région du stigmate de la seconde chambre pulmonaire et celle de l'enfoncement médian qui doit former la plaque génitale. Il va sans dire que du côté gauche on trouve des formations absolument pareilles à celles de la moitié droite que la figure nous repré-

sente et par conséquent, sur la ligne médiane, les deux bouts arrondis de la plaque génitale se regardent.

Dans la coupe suivante (66) nous voyons ces deux bouts déjà réunis. Il ne faut pas croire qu'il se produise une soudure. L'anneau, ou sa partie en forme de sac, penchée vers le bas du corps de l'embryon (fig. 66) n'est divisé en deux que dans sa pointe tombante (fig. 60). Dans l'aperçu général des embryons du *Damon medius*, nous avons eu l'occasion de dire que tout le long de l'abdomen et sur la ligne médiane passe une crevasse (fig. II). Elle n'est point profonde et l'enfoncement, ou la division médiane qu'elle provoque dans les anneaux, n'est pas uniforme. D'abord la division n'embrasse que la partie tombante (fig. 51) du segment, et comme dans le segment suivant elle paraît être plus grande que dans n'importe quel autre segment; elle y est aussi plus divisée qu'ailleurs.

Ainsi donc, la réunion de deux plaques dans le second ou dans le premier anneau, qu'on remarque dans la figure 66, n'est point le résultat d'une soudure, mais indique simplement la partie terminale du cul-de-sac de l'anneau ou segment.

Dans ces deux coupes on ne voit pas grand'chose au point de vue de la différenciation histologique du nouvel organe qui est en train de se former. Effectivement ces deux coupes de la plaque ne représentent qu'un pli du tégument (fig. 51, 48, 57) qui ne diffère en rien du tégument de tout autre segment, comme par exemple dans la figure 60.

La coupe suivante, qui correspond à la partie de la coupe longitudinale (fig. 66), offre déjà quelques indices internes de la formation du futur organe. Ces indices ne consistent que dans l'accumulation d'éléments de tissu musculaire et dans leur groupement spécial.

Toutes les coupes qui se suivent jusqu'à la partie antérieure de cet anneau ne nous apprendront rien d'autre.

Les coupes transversales du premier anneau abdominal présentent quelques modifications dans la différenciation

interne de l'organe en question, ou plutôt l'on y constate plus de progrès dans le développement de la conformation dont nous avons fait la connaissance dans les coupes du second anneau (fig. 66).

Il est curieux de voir que les restes du premier anneau abdominal, qui se sont bien conservés du côté dorsal et qui y font un pli par-dessus la limite de l'abdomen avec le céphalothorax, présentent du côté ventral des formations absolument pareilles à celles des anneaux donnant naissance à la plaque génitale et aux chambres pulmonaires (fig. 66).

D'après tout ce que les coupes permettent d'étudier, il y a lieu de croire que les formations en question de cet anneau rudimentaire s'atrophient comme le segment lui-même.

Pour les organes respiratoires, c'est un fait incontestable, puisque l'adulte n'a que deux paires de chambres de poumons, que nous avons étudiés chez ces embryons à un état bien plus différencié, dans les deux premiers segments entièrement développés. Par conséquent si l'atrophie d'une paire de chambres pulmonaires doit avoir lieu, c'est certainement celle des organes qui, à ce stade, se présentent à l'état de faibles vestiges prêts à disparaître tout comme le segment, déjà à moitié disparu, qui leur donne naissance. Si ces faibles restes du développement des deux chambres pulmonaires dans ce segment rudimentaire doivent s'atrophier, il est bien certain que les traces tout aussi faibles des organes génitaux qu'on y remarque eu même temps disparaîtront.

Il est remarquable que, des deux anneaux ou segments rudimentaires, un seul témoigne encore de sa présence alors que l'autre a déjà disparu sans laisser de traces appréciables de son existence éphémère.

9. — Les anneaux du corps.

Les muscles dorso-ventraux, qui se sont conservés jusque dans le céphalothorax, y indiquant les anneaux dis-

parus, permettent de constater le nombre primitif des anneaux du corps et la manière dont ils ont varié : les uns se sont transformés tout à fait, les autres présentent une tendance très nette à s'atrophier, certains se sont modifiés en partie, d'autres enfin offrent un état de stabilité et restent intacts.

Il n'est point inutile de commencer cette étude par les anneaux abdominaux, car ils se sont conservés intacts, et par conséquent nous offrent le nombre et la position normale des muscles de l'anneau et la forme de ce dernier. Ayant fait la connaissance avec ce type normal, il nous sera bien plus facile de le reconnaître dans toutes les modifications qu'on rencontre dans les embryons du *Damon medius*.

La figure 48 nous montre une coupe longitudinale latérale qui a suivi le trajet complet des muscles dorso-ventraux dans plusieurs anneaux successifs, notamment à partir du premier anneau abdominal, qui s'est conservé encore du côté dorsal, et jusqu'au huitième anneau. Pour les six derniers anneaux abdominaux, nous voyons dans les figures 48, 51, les deux points d'insertions de leurs muscles dorso-ventraux. Les figures 50, 52, 49, nous offrent la position des muscles dorso-ventraux dans le céphalothorax. Comparant toutes ces figures, on voit que ces derniers muscles ont perdu beaucoup en épaisseur ainsi qu'en longueur, ce qui démontre leur état de dégénérescence. Sauf cette différence, ils sont encore absolument pareils aux muscles dorso-ventraux abdominaux quant à leur structure histologique.

Envisageant attentivement les figures 48, 57, on constate aisément que la manière de répartition des muscles et leur position ne sont point les mêmes dans tous les anneaux abdominaux, elles ne sont pas non plus pareilles sur les deux faces, dorsale et ventrale (fig. 48, 57). Tandis que, du côté dorsal, dans les anneaux 1, 2, 3 et 4, le petit muscle longitudinal traverse chaque anneau dans toute sa largeur, les petits faisceaux musculaires correspondants, du côté

ventral des mêmes anneaux, sont devenus plus puissants et leur répartition est tout autre. Elle n'est pas non plus semblable sur ce côté dans les trois anneaux : pareille dans les deux premiers, elle se modifie dans la troisième.

N'oublions point que ce changement dans la vigueur et dans la répartition des faisceaux musculaires du côté ventral, dans les 2e et 3e anneaux, est dû à la formation, dans ces derniers, des organes respiratoires et génitaux au service desquels ils se sont adaptés en se modifiant selon ce besoin.

Les anneaux 5, 6, 7, 8 et 9 ont le même aspect du côté ventral que les anneaux 1, 2, 3 et 4 du côté dorsal, et c'est à la position des faisceaux musculaires longitudinaux qu'il faut attribuer ce fait. Ces anneaux (5, 6, 7, 8 et 9), du côté dorsal, présentent une tout autre disposition de ces mêmes faisceaux longitudinaux ; le petit faisceau longitudinal, notamment, ne traverse pas tout l'anneau d'un faisceau dorso-ventral à l'autre (fig. 48, 51), mais il s'insère à la paroi tégumentaire interne de l'anneau, quelque peu avant d'atteindre le muscle dorso-ventral (son point de fixation sur l'anneau supérieur (fig. 48).

Ce mode de fixation de ce petit muscle présente un intérêt particulier, en ce qu'il nous montre la manière dont les anneaux se soudent les uns aux autres.

Les premiers vestiges musculaires des anneaux céphalothoraciques, complètement transformés, se présentent dans la partie frontale de la tête (fig. 49). Il n'est point douteux que les faisceaux sont des muscles dorso-ventraux, très amincis et très rapprochés entre eux, qui faisaient partie de l'anneau qui a disparu, après avoir donné naissance aux chélicères.

Les restes des autres anneaux céphalothoraciques sont bien mieux visibles dans les coupes longitudinales latérales. Les figures 52, 50, nous offrent l'aspect d'une de ces coupes, qui a passé par quelques-uns des faisceaux dorso-ventraux en entier, par d'autres en partie.

En comparant quelque peu attentivement les figures 50 et 49,

on trouvera dans ces dernières tous les muscles correspondant à ceux des anneaux de l'abdomen, représentés dans les figures 48, 51, 57.

N'est-il pas évident que *fmd'*, *fmd* du côté dorsal des anneaux abdominaux (fig. 57) correspond à la partie *fmd'*, *fmd* de la figure 50, qui nous montre les commencements de la base des pattes. Les parties *fmd'*, *fmd* se sont allongées pour former le corps des membres, et les petits sacs *pq*, dont on ne pourrait expliquer la présence, nous apparaissent comme étant les restes *pq* des anneaux transformés qui n'ont laissé d'autres traces visibles de leur existence passée, que ces petits sacs inutilisés et les muscles dorso-ventraux qui, eux aussi, ne doivent pas être d'une grande utilité pour l'animal puisqu'ils se sont amincis.

Il y a tout lieu de croire qu'ils disparaissent en cédant la place aux muscles striés, ou qu'ils se transforment en ces derniers.

Chez l'adulte on ne trouve point de muscles lisses dans le céphalothorax. Les diverses séries des coupes des embryons du *Damon medius* montrent aussi les différentes étapes de cette disparition.

Dans la description de l'œsophage de ces embryons, il a été question des muscles dorso-ventraux qui se sont adaptés au service de cet organe. Nous avons vu cette adaptation des muscles dorso-ventraux des deux points de l'œsophage, notamment dans sa partie supérieure et à sa base. Naturellement, les faisceaux qui viennent s'insérer à ces parties éloignées l'une de l'autre par toute la longueur du tube œsophagien, faisaient partie de deux anneaux différents. C'est maintenant le moment de préciser les anneaux auxquels ces muscles appartenaient : la première paire de muscles, celle qui s'applique à la partie supérieure de l'œsophage, est la troisième paire en comptant d'en haut.

Celle qui s'insère à l'œsophage à l'endroit de sa soudure avec l'estomac appartenait au cinquième anneau (toujours d'en haut) (fig. 51).

10. — SYSTÈME NERVEUX.

Les coupes longitudinales médianes (fig. 51, 86) donnent une idée précise du raccourcissement qui a gagné le système nerveux tout entier dans les embryons de ce stade. La chaîne ventrale n'est pas la seule partie qui se raccourcisse et se déplace : la partie céphalique se renverse d'abord tout à fait en arrière, en se ramassant un peu sur elle-même.

En regardant la figure 74, on croirait qu'entre les ganglions de la première paire d'appendices céphalothoraciques le chélicère et celui de la seconde paire, les pattes mâchoires, une cassure a eu lieu, à la suite de laquelle le cerveau est tombé en arrière, en attirant vers lui tous les ganglions de la chaîne ventrale.

Les ganglions thoraciques se raccourcissent beaucoup en attirant dans la cavité thoracique tous les ganglions abdominaux ; ces derniers se sont encore très bien conservés et on en compte onze (fig. 86). Ce nombre correspond parfaitement à celui des anneaux abdominaux, y compris ceux qui sont en train de disparaître (fig. 51 et 86).

Ainsi, à ce stade, tous les ganglions se sont réunis déjà dans la cavité céphalothoracique, et naturellement, les ganglions ne se trouvent plus au niveau des membres auxquels ils correspondent. Effectivement, ce phénomène du raccourcissement de la chaîne ventrale, et par conséquent du déplacement en avant des ganglions des membres, s'opère très lentement, ce qui permet au système nerveux de se modifier conformément à sa nouvelle position vis-à-vis des membres correspondants. Cette adaptation consiste en un allongement considérable du nerf que chaque ganglion dégage vers l'appendice auquel il est destiné.

Aucune des nombreuses coupes transversales aussi bien que longitudinales de ce stade ne montre de trace des nerfs dans la partie abdominale de ces embryons. Nous pouvons donc constater ce fait intéressant, que le système ner-

veux embryonnaire tout entier s'est déplacé et s'est concentré dans le céphalothorax.

Trouve-t-on dans l'abdomen des Phrynes adultes quelques nerfs ou n'en trouve-t-on pas du pas tout ? — Ceci reste à savoir. En tous cas, s'ils en existe, leur apparition est incontestablement postembryonnaire. Il nous serait très difficile de préciser quelle paire de ganglions embryonnaires abdominaux (devenus maintenant céphalothoraciques) pourrait donner naissance à ces nerfs abdominaux postembryonnaires.

En rapprochant les résultats de l'étude des coupes longitudinales et ceux fournis par les coupes transversales, on reconnaît que le système nerveux de ces embryons, à peu de choses près, doit représenter la forme du système nerveux de l'adulte. On distingue le cerveau et sa continuation directe, la plaque nerveuse qui contient tous les ganglions thoraciques et abdominaux, tout comme c'est le cas chez les Phrynes adultes. En comparant les figures 86 et 12 on peut préciser exactement toutes les modifications qui devront se faire pour que le système nerveux puisse atteindre complètement la forme représentée dans la figure 12 : l'œsophage doit se raccourcir, la plaque nerveuse s'aplatira et, en raison de ces circonstances, le cerveau aussi changera quelque peu sa forme embryonnaire.

Chez les embryons qui nous occupent ici, la plaque nerveuse est très large et très épaisse, surtout dans la partie formée par les ganglions thoraciques proprement dits, tandis que son extrémité libre représentant la réunion des ganglions abdominaux est beaucoup plus mince (fig. 86).

La couche multicellulaire recouvrant tout le système nerveux présente une épaisseur inégale, surtout dans la plaque, où elle est très épaisse du côté ventral et presque nulle du côté dorsal (fig. 86). Cette couche cellulaire qui, au stade jeune, recouvrait du côté ventral chacune des deux moitiés latérales du système nerveux séparément, se présente maintenant complètement soudée sur la ligne médiane et on ne

reconnaît la séparation primitive que par une gouttière médiane longitudinale, qui traverse la plaque et passe aussi par la périphérie du cerveau. Ici la gouttière représente également la ligne de coalescence des deux moitiés latérales de l'encéphale, primitivement tout à fait séparées comme nous le savons (fig. 47, 72, 77).

L'étude des coupes de ce dernier stade nous fait constater que la surface externe de tout le système nerveux est presque lisse et, en dehors de la gouttière médiane dont il vient d'être question ci-dessus, on remarque à peine quelques sillons ou protubérances. Les contours externes du système nerveux sont donc des plus simples (fig. 72, 74, 77). Par conséquent, cette surface externe ne montre pas du tout les limites des ganglions, ni même si elles existent encore, ou si les ganglions se sont soudés entre eux complètement.

N'oublions pas, cependant, que tout ce qui vient d'être exposé ici, à propos de la forme externe du système nerveux, ne concerne que la couche périphérique ou cellulaire de ce dernier, tandis que la substance interne, blanche ou fibrillaire, ne présente pas le même aspect. Il est très facile de s'en convaincre en jetant un coup d'œil sur les figures 47, 72, 73, 74, 77 et 86.

Effectivement, comme nous le font connaître ces mêmes figures, la substance blanche du système nerveux offre un tout autre aspect que celui de la couche périphérique ou cellulaire et, tandis que sur cette dernière toutes les traces des limites entre les ganglions ont disparu, nous les voyons encore très bien conservées dans la substance blanche.

Ici, la soudure dans la direction longitudinale entre les ganglions des membres n'embrasse que la partie commissurale, qui représente un quart de l'épaisseur des ganglions, du moins de ceux des membres (fig. 73 et 74). Par conséquent, les trois quarts de la périphérie de chaque paire de ganglions des membres se présentent libres et l'espace qui sépare (toujours dans la direction longitudinale) une paire de l'autre

est comblé par la couche cellulaire. A en juger d'après la série des coupes longitudinales latérales, cette partie libre de la substance blanche de chaque paire de ganglions des membres est très bombée, avec des contours variés.

Il va sans dire que ces variations sont symétriques pour chaque paire dans toutes les directions (fig. 73, 74 et 77). Certaines coupes nous montrent la périphérie de la substance blanche comme arborescente, et les branches multiples plongent dans la couche cellulaire (fig. 72 et 77). Le rapprochement entre les ganglions des membres est plus complet (toujours dans la direction longitudinale) sur la ligne médiane (fig. 86), tandis que vers les côtés latéraux, les ganglions sont plus éloignés les uns des autres (fig. 73 et 74).

Dans la direction transversale, la coalescence des deux moitiés latérales du système nerveux est beaucoup plus complète dans toute la plaque thoracique. Chaque paire de ganglions qui entre dans sa constitution présente un tout indivis. La commissure qui réunissait les deux ganglions latéraux par paires transversales, fait maintenant partie intégrante du corps même de chaque paire de ganglions et on ne la reconnaît que par sa structure histologique très caractéristique : une large bande transversale de fibrilles nerveuses.

Ainsi, en ce qui concerne la plaque nerveuse thoracique, on peut noter que les commissures longitudinales ne sont appréciables que dans les parties latérales des ganglions des membres, et encore sont-elles très courtes et complètement cachées par la couche cellulaire périphérique. Par conséquent, on ne les distingue que dans les coupes longitudinales latérales. Sur la ligne médiane de la plaque, elles sont complètement anéanties par la soudure.

Les commissures transversales entre les ganglions de la plaque thoracique, n'existent plus, comme telles, par suite de la coalescence de deux moitiés latérales du système nerveux réunies maintenant dans une seule plaque thoracique.

Le cerveau de ces embryons, comme il a été déjà dit,

est recouvert également d'une couche multicellulaire qui, cependant, ne présente pas autant d'uniformité dans ses éléments histologiques, que la plaque thoracique.

Dans les coupes que représentent les figures 72, 73, 74, 80 et 86, nous voyons que la majeure partie du cerveau, et précisément du côté dorsal, est recouverte par la couche cellulaire qui présente la forme d'une calotte. C'est en effet la calotte occipitale dont l'origine et le développement ont été discutés dans la description des stades plus jeunes. Il nous reste donc à ajouter ici que cette calotte existe encore à ce stade ; par conséquent, le caractère des cellules constituantes, qui les distinguait de toutes les autres cellules du système nerveux, s'est parfaitement conservé jusqu'au stade qui nous occupe ici.

Il a été remarqué déjà que la périphérie de la couche cellulaire recouvrant le cerveau, en dehors de la gouttière médiane longitudinale et de quelques excavations latérales (fig. 72, 77) est tout à fait lisse. En revanche, la périphérie de la substance blanche du cerveau se présente excessivement découpée, beaucoup plus que cela n'était le cas pour la périphérie de la substance blanche des ganglions de la plaque thoracique.

Cette circonstance parle éloquemment de la modification qu'a subie la forme des ganglions constituant le cerveau. Puisque ces modifications dépendent directement de la structure intime de la substance blanche des ganglions, nous remettrons à plus tard la description détaillée de ces modifications pour y revenir quand nous discuterons la différenciation histologique du cerveau. Nous ne traiterons donc ici que très superficiellement la question de la forme des ganglions céphaliques, et seulement pour donner une idée générale de cette forme.

Ce qui frappe tout d'abord, lorsqu'on étudie les coupes du cerveau, c'est le nombre de parties isolées, indépendantes les unes des autres, qui sont cachées par la calotte occipitale, et occupent le côté dorsal de l'encéphale (fig. 86).

En les étudiant dans les séries des coupes longitudinales de même que transversales, on se rend compte que ces parties, de forme très variée, qui, au premier coup d'œil, semblent être complètement isolées les unes des autres, ne le sont pas en réalité. Mais les liens qui les réunissent sont si délicats qu'on ne les reconnaît qu'à de très forts grossissements.

On parvient à reconnaître également quelle est l'origine des parties qui sont disposées avec une symétrie parfaite des deux côtés latéraux du cerveau et ce qu'elles représentent.

Quant à l'origine de ces parties, évidemment les différents ganglions constituant une moitié latérale du cerveau, en se développant quelque peu différemment les unes des autres, ont donné naissance à ces parties (le même développement avait lieu dans les ganglions corrélatifs de l'autre moitié latérale du cerveau). Certains de ces ganglions se sont divisés en plusieurs parties ou corps isolés, d'autres n'ont même pas détaché un seul corps plus ou moins isolé ; néanmoins les contours extérieurs de la substance blanche de ces ganglions indiquent nettement qu'ils suivaient le même trajet et les mêmes phases de développement, mais, étant plus jeunes, dans leur association au cerveau, ils présentent aussi une phase plus jeune dans leur différenciation, phase que les ganglions plus anciennement cervicaux ont dépassée de beaucoup.

Cette gradation dans le développement de la forme des ganglions, quoique plus appréciable dans la structure histologique, et sur laquelle nous reviendrons encore en parlant spécialement de cette dernière, est néanmoins assez marquée dans la forme extérieure comme nous allons le voir tout à l'heure.

On reconnaît aisément que trois de ces parties ou corps isolés (dans chaque moitié du cerveau) représentent : 1° des lames ganglionnaires ; 2° des masses médullaires externes ; 3° des masses médullaires internes ; comme telles,

ce sont les produits du ganglion optique (fig. 86). La forme semi-lunaire des deux premiers corps ne laisse aucun doute sur la désignation que nous leur attribuons.

Ces trois parties représentent le sommet du ganglion optique, ou sa partie bombée libre, tandis que la partie opposée est la base, ou partie commissurale. Ces mêmes parties, à un état, et sous une forme plus simple, nous les connaissons déjà dans les ganglions des membres (fig. 73 et 74).

Si nous accordons notre attention à la figure 87 qui nous représente un ganglion cervical, beaucoup plus jeune que le ganglion optique, nous devons constater que le sommet de ce ganglion est distinctement trilobé (fig. 87, *glgz*). On peut admettre que si la différenciation de ces lobes continue, ils pourront donner naissance aux trois corps semblables à ceux du ganglion optique ; je ne dis cependant pas qu'ils sont pareils sous tous les rapports, mais semblables par la forme.

Cette tendance à se diviser en lobes, à un degré plus faible encore, est manifestée aussi par les ganglions des membres. Il suffit de voir la figure 73, *glg''* et la figure 74, *glg''*, *glg''''*, pour s'en convaincre.

Outre les trois corps que nous avons reconnus comme étant les trois lobes formant le sommet du ganglion optique, il se trouve dans chacune des deux moitiés latérales du cerveau d'autres corps qui sont les sections de diverses branches du corps pédonculé. Ils ne sont donc pas aussi isolés qu'on les voit dans les coupes. En étudiant les séries de ces dernières, on parvient à se figurer la forme des branches du corps pédonculé constituées par ces corps découpés.

A ce stade, quelque peu embryonnaire encore, les branches du corps pédonculé se présentent très simples, peu ramifiées, et leur forme se laisse facilement réduire au type des lobes du sommet des ganglions décrit tout à l'heure. Ainsi, leur développement au début a dû suivre la même marche et passer par les mêmes étapes que la différenciation du sommet des autres ganglions.

Ainsi, nous pouvons énoncer cette conclusion générale, que le sommet des ganglions du système nerveux des embryons des Phrynes en général montre une tendance à se diviser en lobes, et que le sommet des ganglions du cerveau se différencie en un nombre varié de lobes combinés différemment. Les lobes des ganglions du cerveau en général, et ceux des ganglions optiques en particulier, sont recouverts immédiatement par la calotte occipitale.

La base du cerveau, qui adhère au côté dorsal du pharynx, est formée par les parties soudées des ganglions.

Ici la coalescence des ganglions dans les deux directions (longitudinale et transversale) est beaucoup plus grande que nous ne l'avons vu entre les ganglions de la plaque thoracique, par conséquent les commissures sont moins appréciables que dans cette dernière.

Effectivement les commissures cervicales se sont beaucoup modifiées étant rentrées dans le corps des ganglions eux-mêmes. Cela se rapporte surtout aux commissures longitudinales, tandis que dans la direction transversale quelques traces des limites entre les commissures se sont conservées encore.

Une exception frappante est présentée par deux ou peut-être par une seule double commissure (fig. 76, *cm* et 77, *cm*) qui unit les ganglions terminaux du cerveau. Cette commissure est la plus distincte, la plus grande et la moins modifiée dans tout le système nerveux de ces embryons.

Pour terminer la description rapide de la forme du système nerveux, il nous reste à dire quelques mots des nerfs que certains ganglions ont émis.

A part les nerfs que chaque ganglion envoie vers son membre, en le dégageant de sa partie latérale (fig. 47), on remarque deux troncs (dans chaque moitié latérale de la plaque) qui passent l'un par-dessus l'autre et tous les deux par-dessus tous les ganglions constituant la plaque. Ce qui est remarquable, c'est que ces deux troncs, en descendant de la partie buccale de la plaque vers son extrémité libre, ne

sortent pas en dehors de la plaque, mais se font passage en creusant sa couche périphérique cellulaire (fig. 86, *nin*).

Autant qu'on peut en juger d'après les coupes, ces deux troncs (deux de chaque côté de la plaque nerveuse) prennent naissance dans le premier et le second ganglion thoracique, qui innervent le premier et le second membre postbuccaux.

On ne voit ces deux troncs que sur les coupes longitudinales, et encore d'une manière très incomplète, attendu qu'aucune des coupes ne nous renseigne bien exactement ni sur leur point de départ, ni sur celui de leur destination.

Sur les coupes transversales, il m'était difficile de les retrouver. Il est évident que l'étude de ces nerfs latéraux demande des coupes pratiquées dans une direction spéciale; je m'en suis aperçue trop tard pour les exécuter.

Quel est le rôle ultérieur de ces deux paires de troncs nerveux? il est impossible de le dire avec quelque certitude. Cependant, en raison des affinités incontestables qui existent entre le système nerveux des Phrynes et celui de la Limule, il est permis de supposer que ces deux paires de troncs nerveux représentent la cinquième et la sixième paire de nerfs de la Limule; du moins la position est absolument la même, le nerf de la première paire de membres, se trouvant entre les deux troncs en question. Ces deux paires de nerfs des Phrynes, conformément à leurs homologues chez la Limule, pourraient être considérées comme les nerfs tégumentaires.

A part les nerfs optiques, dont il sera question dans le chapitre suivant, c'est tout ce qu'on peut constater en fait de nerfs qui se dégagent des ganglions du système nerveux de ces embryons. Mais ce n'est pas tout pour l'adulte, d'après ce que j'ai pu voir d'une manière superficielle dans le système nerveux de ce dernier. Effectivement, le stade qui nous occupe ici est encore très jeune et, à l'exception des nerfs signalés dans ce mémoire, tous les autres se développent dans la période *post embryonnaire*.

11. DIFFÉRENCIATION HISTOLOGIQUE DU SYSTÈME NERVEUX

Il est bien connu qu'au début du développement de l'embryon, le système nerveux est représenté par un amas de cellules; durant le cours de l'évolution embryonnaire, dans cet amas, apparaît une masse blanche. Insignifiante d'abord, elle augmente toujours de plus en plus. Cette masse se forme aux dépens des cellules dont elle occupe la place. A mesure qu'elle augmente, le nombre des cellules formant le cerveau ou la chaîne ventrale diminue en proportion, et cela a lieu jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une couche interrompue de cellules à une, deux ou trois rangées, qui recouvre certaines parties du cerveau, ou des ganglions de la chaîne complètement formés.

C'est une preuve incontestable de ce que les cellules nerveuses, représentant, au début du développement embryonnaire, le système nerveux, se transforment complètement en cette masse blanche, qui caractérise le système nerveux entièrement développé.

Les embryons du *Damon medius* offrent une période des plus intéressantes dans la différenciation histologique du système nerveux. Les séries de coupes successives permettent d'étudier aisément tous les détails du développement de cette différenciation histologique, non seulement dans le cerveau, mais aussi dans les nerfs des membres.

Le cerveau contient encore une couche très épaisse de cellules nerveuses qui entourent une masse considérable de fibrilles nerveuses auxquelles elles donnent naissance. Tant que la cellule nerveuse n'a pas commencé à se transformer en fibrilles, elle consiste en un gros noyau qui, par son volume, forme la partie principale de la cellule. Le noyau est entouré d'une mince couche de protoplasme très finement granulé, plutôt ponctué ; dans diverses cellules, cette couche protoplasmique se présente d'une épaisseur inégale. On rencontre quelques cellules qui semblent n'en avoir pas du

tout; pourtant cette couche y existe, seulement son épaisseur permet à peine de la voir. Le contour externe du protoplasme n'est jamais très prononcé, ce qui augmente la difficulté d'apercevoir cette couche externe dans les cellules nerveuses.

Quant au noyau, il est toujours très saillant; son contour est même tranchant; toute sa masse volumineuse est grossièrement granulée. Jamais, dans aucun moment du développement des cellules nerveuses, on ne voit de nucléole dans ces noyaux. A en juger d'après leurs planches, les embryologistes n'ont pas eu plus de chance que moi pour voir ce nucléole. Existe-t-il ou non? il est difficile de le dire. Depuis le moment d'apparition de ces cellules nerveuses, et jusqu'au commencement de la période de leur transformation en fibrilles, leur protoplasme, ainsi que le noyau, restent invariables, sauf leur volume qui augmente, comme c'est le cas pour les cellules de tout tissu embryonnaire.

Cet accroissement du volume de la cellule nerveuse ne présente rien de particulier, sinon qu'il est proportionnel aux éléments cellulaires : les dimensions relatives du noyau et de la couche protoplasmique qui l'entoure restant toujours les mêmes.

Du plus grand intérêt est la période de la différenciation de la fibrille nerveuse. Cette période est de très longue durée ; le procédé s'opère lentement, se déclare d'abord dans certaines parties des ganglions du cerveau et de la chaîne ventrale et, petit à petit, se répand le long du système nerveux entier, en ligne directe et ininterrompue. Son point de départ, tout aussi bien que sa direction et les voies de son parcours, semblent être précis et déterminés à l'avance. La direction est d'abord centrifuge, un peu plus tard il s'en déclare une autre, centripète, et toutes deux vont à la rencontre l'une de l'autre. Au commencement, la force centrifuge l'emporte, mais, ensuite elle s'affaiblit et cède le pas à la force centripète.

La direction centrifuge du développement des fibrilles

nerveuses se déclare de très bonne heure, à un stade très jeune de l'embryon. Le mode de différenciation des cellules nerveuses qui se manifeste dans cette direction, semble être un peu différent de celui qui se produit plus tard dans la direction opposée. Le mode de transformation de la cellule en fibrilles, ainsi que le mode de répartition de ces fibrilles, offrent quelques modifications dans les deux cas.

Pour mieux comprendre la différenciation du cerveau et des ganglions de la chaîne ventrale dans la direction centrifuge, il est préférable de commencer l'étude de celle qui se déclare plus tard et dans le sens centripète.

Examinant les coupes du cerveau du *Damon medius* (fig.72, 75), on remarque une grande variété dans l'aspect des cellules qui constituent son épaisse couche cellulaire périphérique. La plupart de ces cellules sont encore à l'état qui vient d'être décrit, mais on en trouve beaucoup d'autres de toutes dimensions, jusqu'à de toutes petites en forme d'un grain imperceptible. On dirait que chacune d'elles se fond, peu à peu, comme un petit glaçon, jusqu'à ce qu'il n'en reste plus rien. Cependant, la matière de la cellule, durant le processus de la fonte, ne disparaît pas et, comme le glaçon en fondant laisse une quantité proportionnelle d'eau, de même la cellule ne disparaît pas, mais se modifie en fibrilles.

Pour donner une idée de la manière dont cette transformation s'opère, on pourrait comparer la cellule à un peloton qu'on défait en tirant le fil. Il y a des petites pelotes en forme d'anneau, qu'on peut défaire en tirant le fil de l'intérieur. Si on compare l'anneau protoplasmique de la cellule nerveuse du cerveau, à une pelote pareille, et si on s'imagine qu'une autre pelote, plus petite, et se défaisant par la périphérie, représente le noyau de la cellule et se trouve placée dans l'anneau de la première pelote; enfin si l'on suppose qu'on prenne ensemble les bouts des fils des deux pelotes, en les tirant lentement, ce sera à peu près ce qui se passe dans la cellule nerveuse en train de se transformer en fibrille.

La cellule dégage un fil d'une finesse extrême, formé cependant de deux substances intimement liées l'une à l'autre, celle du protoplasme et celle du noyau de la cellule. Ce fil s'allonge de plus en plus, en diminuant simultanément le volume du protoplasme et celui du noyau.

Quoique je n'aie jamais observé la division des grains du noyau, il est cependant nécessaire d'admettre que cette division a lieu au fur et à mesure du procédé lent de la transformation, parce que les petits grains, presque infinitésimaux, qui garnissent la fibrille nerveuse, tout en étant infiniment plus petits que les grains du noyau, avant la transformation en question, néanmoins ne sont autres que les grains du noyau en évolution.

Ce phénomène, tout en étant absolument opposé à celui de l'accroissement de la cellule, se manifeste avec la même lenteur et la même régularité. Dans les figures 75 et 81, nous voyons un nombre notable de cellules qui sont en train de s'effiler en fibrilles. Elles présentent les divers moments de cette transformation et rien n'est plus facile que de suivre, sur les différentes cellules, les moments successifs de ce développement, depuis l'apparition du fil jusqu'à ce que il ne reste plus rien de la cellule qu'une fibrille.

On serait dans l'erreur en supposant qu'on peut tout aussi aisément suivre le parcours de la fibrille qui se forme, d'un bout à l'autre. Ce fil se fait voir sur une étendue assez longue, dans des conditions particulièrement favorables, lorsque la cellule, qui entre dans cette période d'évolution, se trouve sur la périphérie de la couche cellulaire du cerveau et, qu'elle envoie sa fibrille s'acheminer toute seule vers le centre du cerveau.

Mais ces cas sont extrêmement rares. D'ordinaire, la fibrille fait son trajet seule jusqu'à la première cellule voisine qui se présente sur son parcours. Cette voisine avait commencé à faire sa fibrille un peu plus tard que la première, de sorte qu'au moment du passage de la première fibrille, déjà assez longue, la seconde ne présente que la longueur

égale à l'espace qui la sépare du trajet de la première fibrille. Pendant que cette dernière s'en approche, la seconde, en s'allongeant, franchit cet espace, et, au moment du passage de la première, la seconde se glisse vers sa pointe et désormais elles continuent leur chemin deux à deux.

Cependant, ce parcours à deux ne sera que de courte durée, jusqu'à la plus proche cellule, qui, en attendant, prépare sa fibrille à elle, que rejoindront au passage les deux premières, et ainsi de suite (fig. 75). Toutes les cellules nerveuses qui se trouvent dans le voisinage plus ou moins immédiat, ou bien sur le passage même de la première fibrille, depuis son point de départ (la périphérie de la couche cellulaire du cerveau) jusqu'à son entrée dans la masse centrale du cerveau, envoient leur fibrille se joindre à la première, pour continuer le trajet en commun. Il arrive donc que, en partant de la périphérie du cerveau, une fine fibrille, unique au début, chemin faisant entraîne avec elle d'autres fibrilles, dont le nombre augmente à mesure qu'elle s'approche de la masse du cerveau. Évidemment, cette traînée augmente proportionnellement et quelquefois prend l'aspect d'un tronc vigoureux qui descend vers le centre (fig. 75 et 81).

Si, dans ces mêmes figures, on regarde la chose inversement, on dirait que la masse centrale du cerveau envoie vers sa périphérie des troncs puissants qui se dépensent en une multitude de petites branches, les dégageant une par une, de droite et de gauche vers les cellules, entre lesquelles ils cheminent.

On pourrait bien s'arrêter à cette interprétation du phénomène en question. Cependant l'augmentation de la substance blanche, juste aux endroits de la disparition des cellules, nous prouve que ce sont les cellules nerveuses qui se transforment en cette substance. Le fait que la quantité de la substance blanche ou de fibrilles nerveuses en augmentant au fur et à mesure que les cellules avoisinantes disparaissent, et que le volume même de chaque ganglion du système

nerveux en général et ceux du cerveau en particulier, s'accroît particulièrement, nous démontre que le phénomène en question se produit largement en sens inverse, c'est-à-dire dans la direction centripète.

Nous ne serons pas tout à fait dans le vrai en admettant que la direction de toutes les fibrilles, au moment de leur formation, est invariablement et exclusivement centripète. Rappelons-nous que les nerfs des membres, dégagés par les ganglions de la chaîne ventrale, et les nerfs des organes dégagés par les ganglions céphaliques, se développent aux stades très jeunes, quand la substance blanche apparaît à peine. Puisque ces nerfs sont constitués par des fibrilles et puisque leur direction est indubitablement centrifuge, il y a donc des cas où le centre de chaque ganglion de la chaîne, ainsi que du cerveau, produit des fibrilles nerveuses et les envoie vers sa périphérie.

Il ne faut pas croire qu'une cellule quelconque, de n'importe quel endroit de la périphérie du cerveau, puisse commencer son évolution au moment qui lui plaira. A ce qu'il paraît, la cellule, l'endroit et le moment — tout est déterminé et réglé.

D'ailleurs le fait de la symétrie bilatérale qui se manifeste, non seulement dans la disposition des cellules dans les deux moitiés du système nerveux entier, mais aussi dans le corps entier de l'embryon, ce fait prouve à lui seul, d'une manière assez démonstrative, que seules les cellules correspondantes, ainsi que des parties correspondantes des deux moitiés du cerveau, doivent à un moment donné commencer leur évolution simultanément.

Mais cette symétrie se manifeste d'une manière tout aussi évidente dans chaque lobe du cerveau ou du ganglion, et l'évolution histologique y commence dans des cellules absolument déterminées.

De plus, comme tout le cerveau, ainsi que les ganglions, sont divisés en une multitude de lobes symétriques, il va sans dire que l'évolution est également simultanée et symé-

trique jusqu'à la dernière cellule, dans les lobes des deux moitiés du cerveau et dans ceux des ganglions de la chaîne nerveuse. Mais la simultanéité n'est pas uniforme pour tous les lobes d'un seul et même côté du cerveau. Les uns se développent plus tôt, les autres les suivent, les troisièmes n'entrent dans la période d'évolution que lorsque les premières touchent à leur terme.

Dans la description des premiers stades embryonnaires du cerveau, ainsi que du système nerveux ventral, nous avons vu que le groupement des cellules constituantes d'un côté, et les nombreuses invaginations externes ainsi qu'internes de ce tissu nerveux de l'autre, contribuent à l'organisation d'une multitude de lobes, plus ou moins grands, qui constituent le cerveau, de même que les ganglions.

Le mode d'évolution des fibrilles nerveuses, tel qu'il vient d'être exposé ici, n'a généralement lieu que dans les parties contiguës des lobes voisins (fig. 75), c'est-à-dire que toutes les cellules qui, en formant la couche périphérique de chaque lobe, se trouvent en contact avec des cellules périphériques du lobe voisin, se transforment en longues fibrilles qui vont vers le centre du cerveau ou du ganglion, comme il a été décrit tout à l'heure.

Les cellules du centre de chaque lobe, ainsi que leur partie périphérique, qui, en même temps, représentent la superficie du cerveau ou du ganglion, se comportent un peu autrement dans ce procédé de la fibrillisation.

Quiconque n'a jamais vu une *Polystomella* vivante peut connaître tout de même ce beau Foraminifère, d'après les excellentes figures qui accompagnent le bel ouvrage de Max Schultze. Qu'on se représente cet animal ou un petit Radiolaire quelconque, librement suspendu au milieu d'un bocal d'eau de mer. L'un et l'autre se dépensent en millions de pseudopodes d'une finesse incomparable, formant une zone plus ou moins large autour de la coque de l'animal.

Quelque chose de très analogue présente la transformation en fibrille des cellules nerveuses en question; toute-

fois avec cette différence importante, que les fibrilles nerveuses, une fois faites, restent telles pour toujours ; leur substance n'a ni la contractilité extrême, ni la fluidité du protoplasme des Foraminifères.

A part ces deux caractères, la ressemblance d'un pseudopode d'un Foraminifère avec une fibrille nerveuse est frappante; c'est la même ténuité du fil protoplasmique parsemé de petites parcelles, qui lui donnent l'aspect d'un rosaire infinitésimal.

Qu'on se figure ces millions de fibrilles, dans lesquelles petit à petit, très lentement, se fond le corps de la cellule nerveuse, se répandant de tous les côtés, s'anastomosant et s'enchevêtrant au possible, et on se fera une idée à peu près exacte de ce que présente la masse nerveuse blanche du cerveau. Seulement, il ne faut pas oublier que ce n'est pas une seule cellule, mais une multitude de cellules qui subissent cette évolution, et les anastomoses, l'enchevêtrement, l'entrelacement ont lieu, non uniquement entre les fibrilles d'une seule et même cellule, mais entre toutes les fibrilles de toutes les cellules qui entrent dans la constitution du cerveau, ou dans celle des ganglions de la chaîne ventrale.

Les deux hypothèses ci-dessus exposées, sur les deux modes de différenciation des fibrilles nerveuses, facilitent beaucoup l'intelligence des différentes manières de la distribution de ces dernières dans les lobes du cerveau, ainsi que celle des ganglions, attendu que ces différences sont en rapport avec les deux modes d'évolution histologique.

En étudiant, à un grossissement considérable, une mince coupe du cerveau de l'embryon du *Damon medius*, involontairement on compare cette coupe à un morceau de tulle maintes fois plié sur lui-même. Lorsqu'on regarde à travers cette couche de tulle plié, on remarque des endroits où plusieurs trous coïncident avec un nombre égal de trous, dans toutes les couches superposées du tulle; dans ces endroits, on voit très bien la lumière, tout en se rendant

compte qu'elle perce à travers un certain nombre de trous superposés. Tandis que, à côté de ces endroits, on en voit d'autres où les trous des couches superposées de tulle ne coïncident pas, et dans ces cas, la lumière passe à peine à travers de minces fentes ou des mailles d'un réseau très compliqué ; il se trouve même des points, toujours en forme d'étoiles, qui paraissent opaques, parce que la lumière ne les traverse pas. Si on s'imagine que ce tulle est traversé par un réseau formé de traînées de soie très fine, qui, s'entrecroisant d'une manière plus ou moins régulière, laissent des mailles de toutes dimensions, remplies par le fin réseau de couches superposées de tulle, ou par une masse spongieuse plus ou moins compacte, on aura, à peu de chose près, le tableau que présente une coupe de cerveau ou de ganglion, tableau qu'il est impossible, malgré toute la bonne volonté, de dessiner exactement dans tous ses détails (fig. 72, 76, 77 et 81).

Les séries de coupes transversales et longitudinales nous apprennent que la distribution des fibrilles et de la masse spongieuse dans les ganglions de tout le système nerveux n'est point due au hasard. On remarque, au contraire, que le sommet de chaque ganglion est régulièrement formé de la masse spongieuse la plus compacte, et c'est cette partie, comme nous le savons déjà, qui montre une tendance à se diviser en lobes. Cette tendance se manifeste non seulement dans le contour lobé de la masse blanche des ganglions, mais encore dans la structure interne ; conformément au contour externe des trois lobes (ainsi que cela a été décrit un peu plus haut) on remarque que la masse spongieuse du sommet de chaque ganglion est divisée intérieurement par un trajet de fibrilles très net.

Ce trajet peut être large ou étroit, la partie spongieuse qu'il entoure peut être de grand ou de petit volume, mais la règle est que ces parties spongieuses sont toujours arrondies (rondes, allongées, ovoïdes, etc.) et ont l'aspect de corps isolés, indépendants, et que les fibrilles qui les entourent par-

courent un trajet contourné, se croisent et vont dans des directions opposées (fig. 81).

De fait, les parties spongieuses ne sont point aussi isolées qu'elles en ont l'air, au premier coup d'œil ; en effet, en étudiant les coupes, on s'aperçoit que leur périphérie dégage des fibrilles d'une ténuité incomparable qui entrent dans le susdit trajet et contribuent à les renforcer.

Vers la base de chaque ganglion, le trajet des fibrilles, mince d'abord, devient de plus en plus gros et prend l'aspect d'un vrai tronc de fibrilles, constituant la plus grande partie de la base du ganglion. Par-ci, par-là on voit encore des masses spongieuses, mais de très petit volume (fig. 81, 76).

Telle est la structure histologique des ganglions de la première et de la seconde paire de membres céphalothoraciques postœsophagiens. Nous les avons pris comme type, parce qu'ils présentent un caractère moyen ; toutes les autres paires de ganglions qui entrent dans la constitution de la plaque ventrale montrent dans la structure une simplification graduelle de ce type et, conformément à ceci, dans les contours externes de la substance blanche du ganglion, à mesure qu'on descend en s'approchant vers l'extrémité de la plaque; au contraire, en remontant vers l'extrémité du cerveau. on remarque le développement tout aussi graduel d'une complication de plus en plus grande dans la structure, ainsi que dans les contours de la substance blanche.

Le plus haut degré de la différenciation dans ce sens est fourni par les ganglions terminaux de l'encéphale. Cette différenciation se manifeste dans la formation du corps pédonculé et des trois parties du ganglion optique (lame ganglionnaire, masses médullaires externe et interne), comme cela a déjà été noté plus haut.

Les lobes du corps pédonculé ainsi que les trois parties séparées du ganglion optique, qui, elles aussi, ne sont autres que les trois lobes différenciés, sont constitués uniquement par la masse spongieuse, très compacte, dans l'intérieur de laquelle on ne découvre aucun trajet de fibrilles.

En ce qui concerne les lames ganglionnaires, de forme déjà nettement semi-lunaire, et les masses médullaires internes et externes, de forme ovale, on peut dire qu'elles ont l'aspect de corps complètement isolés et indépendants, mais qu'elles ne le sont pas en réalité, comme le prouve l'étude des coupes à un fort grossissement.

Effectivement on découvre alors que la périphérie de ces corps est recouverte d'une multitude de fibrilles excessivement ténues, qui servent de moyens de communication aussi bien pour ces corps entre eux qu'entre eux et les parties des ganglions qui leur ont donné naissance.

Cependant, ces fibrilles ne montrent rien dans leur disposition de ce qu'on pourrait prendre pour des chiasmas. Se développent-ils plus tard, ces chiasmas, entre les trois parties séparées ou bien ne se développent-ils pas du tout ? Cette question ne pourrait être résolue que par une étude détaillée du cerveau et des nerfs optiques des Phrynes adultes.

Il nous reste à donner une idée du développement graduel qu'on remarque dans la structure histologique de la base des ganglions de tout le système nerveux, développement qui se manifeste en même temps que celui qui vient d'être noté pour le sommet des ganglions.

Nous avons eu déjà l'occasion de dire, en passant, que la base de tous les ganglions est formée principalement de fibrilles, qui se réunissent en troncs d'une épaisseur excessivement variable dans un seul et même ganglion, mais qui s'entre-croisent et s'entrelacent d'une manière très régulière, dont le type est commun aux ganglions de tout le système nerveux.

Ce type nous est fourni également par la structure des deux premières paires de ganglions postœsophagiens, qui nous ont servi déjà pour l'étude de la structure du sommet. La figure 77 nous montre précisément ce type de la disposition des éléments histologiques dans la coupe transversale de la seconde paire de ganglions post œsophagiens ; les croisements multiples et compliqués des troncs de toutes les dimen-

sions, leur trajet contourné de diverses manières et leur entrelacement dans les masses spongieuses dont le nombre et le volume varient beaucoup. Nous remarquons aussi une symétrie parfaite dans les deux moitiés latérales de cette coupe.

La figure 72 représente la coupe du cerveau, et notamment de la dernière paire de ganglions, un peu au-dessus de la commissure que nous voyons dans les deux coupes successives (fig. 76, plus proche de la coupe représentée par la figure 72, et figure 77, représentant une coupe plus proche de l'extrémité du cerveau).

Puisque les deux moitiés latérales du système nerveux sont parfaitement symétriques dans les moindres détails de leur structure histologique, il suffit de représenter dans les figures une seule des deux moitiés. Si l'on compare le côté dorsal de cette moitié de la coupe du cerveau (fig. 72) avec la coupe des ganglions de la seconde paire (fig. 77), il sera facile de constater la ressemblance dans le trajet et dans tous les contours des troncs nerveux, ainsi que dans un entrelacement avec les masses spongieuses. Vu la distance qui sépare ces ganglions et le degré différent de leur développement, cette ressemblance est telle que, dans la dernière figure, on aperçoit un type qu'on retrouve dans la première figure à un stade bien plus développé.

Prenant en considération la structure histologique des trois premières paires de ganglions postœsophagiens, on peut dire qu'elles sont des candidates bien préparées pour une vacance dans le cerveau et qu'elles sont prêtes à entrer l'une après l'autre, dans la région de l'encéphale.

D'après tout ce que les coupes nous démontrent, on peut dire, avec beaucoup de probabilité pour la première paire, et avec quelques réserves pour la seconde paire des neuromères postœsophagiens, qu'elles ne sont postœsophagiennes que par la position de leurs commissures transversales, tandis que les parties latérales, ou les neuromères eux-mêmes, du moins ceux de la première paire, font partie

plutôt du cerveau que de la plaque nerveuse ventrale.

Il ne serait donc pas du tout surprenant, de découvrir quelque type nouveau dans lequel la première commissure postœsophagienne des Phrynes se trouverait dans la même position, à peine préœsophagienne, que présente la commissure préœsophagienne de Viallanes chez la Limule.

Toutes les données des coupes nous autorisent à constater un développement des plus remarquables de la différenciation histologique du cerveau. Effectivement, ce système nerveux est organisé de manière que, non seulement chaque impression, reçue par n'importe quel point de la périphérie d'une moitié latérale du corps puisse être communiquée à toutes les parties de cette moitié même du système nerveux, mais encore que les parties symétriques de l'autre moitié latérale du système nerveux puissent simultanément éprouver la même impression. Cela peut se produire à l'aide de fibrilles qui s'entre-croisent dans les points multiples de la masse nerveuse. Les unes se croisent après un trajet court et direct, les autres parcourent un chemin plus ou moins compliqué, à détours nombreux, avant de rencontrer leurs vis-à-vis, dont le trajet est tout aussi compliqué. Par conséquent, toutes les fibrilles centripètes et centrifuges doivent être doubles conformément à l'organisation bilatérale du système nerveux, dont les deux moitiés sont intimement liées, non seulement par les commissures ordinaires des neuromères primitifs, mais encore par ces entre-croisements chiasmatiques des fibrilles centripètes et centrifuges des deux moitiés latérales.

Il faut noter un fait important, c'est l'absence de cellules ganglionnaires multipolaires, ainsi que unipolaires, dans tout le système nerveux. Évidemment, leur différenciation est des plus tardives et doit marquer le dernier stade du développement de la structure histologique du système nerveux. Le mode de leur différenciation nous échappe donc de même que leur distribution dans le cerveau et dans la plaque nerveuse.

12. — ORGANES DES SENS.

Il serait peut-être utile de récapituler ici, en quelques mots, les traits principaux du développement embryonnaire des yeux des Phrynes, avant d'examiner leur organisation définitive telle qu'elle se présente au dernier stade, qui nous occupe ici.

Si nous jetons un coup d'œil sur les figures 22, 24, 19, 23, 28, 29, 33, 51, qui nous exposent par les faits l'histoire de l'origine et du développement des yeux médians, nous y trouverons des données de la plus haute importance au point de vue de la transformation génétique de ces organes.

L'apparition des premières traces des yeux médians est très précoce, et contemporaine à l'apparition de tous les membres ainsi que du système nerveux, et puisque ces vestiges s'accusent sous forme d'appendices, semblables aux chélicères, on ne suppose pas, en les voyant au premier stade du développement, que ce sont les bourgeons des yeux médians.

En effet, dans les figures 24, 22, 18, 21, qui nous représentent les coupes longitudinales des embryons de *Ph. caracasanus*, nous remarquons une proéminence, au-dessus de celle du chélicère (d'un côté), ayant la forme d'une languette; elle est couchée de manière que sa pointe touche presque la base du chélicère (fig. 22, *apoc*). Ainsi placée, cette languette couvre plusieurs ganglions logés entre le ganglion du chélicère et celui qui semble appartenir à la languette, et qui est l'avant-dernier ganglion du cerveau. Naturellement, cet appendice est pairement disposé au-dessus des chélicères. A ce premier stade, les deux languettes sont très distantes l'une de l'autre et chacune d'elles est très rapprochée du chélicère correspondant.

Les coupes nombreuses transversales, longitudinales et horizontales de ce stade même nous démontrent aussi que les deux proéminences rostrales du troisième stade, qui

séparaient les deux languettes des yeux médiants, étant chacune la continuation du pli tégumentaire de la languette correspondante, se sont redressées pour former une ligne frontale transversale un peu convexe du côté dorsal. Cette ligne, ou plutôt ce pli, réunissait les deux languettes très éloignées l'une de l'autre au quatrième stade.

L'étude des coupes des embryons du dernier stade nous prouve que les deux proéminences rostrales du troisième stade, disparues complètement au quatrième stade, trouvent leur représentant dans la proéminence médiane longitudinale qui, au dernier stade, sépare les lentilles des deux yeux médians, complètement formées et tout à fait rapprochées l'une de l'autre.

Peut-être que cette crête tégumentaire est l'unique obstacle qui empêche la soudure complète des deux yeux médians.

Faute de stades intermédiaires, on peut exprimer la supposition suivante, plus que probable, sur la manière dont les choses auraient pu se passer.

La ligne frontale convexe du quatrième stade, dont il vient d'être question, à la suite du rapprochement réciproque des chélicères et des lamelles oculaires, s'est courbée suivant la première impulsion qu'elle avait reçue au premier moment de son apparition, et a repris la position et la forme qu'elle présentait au troisième stade, c'est-à-dire celle d'une proéminence médiane regardant la lèvre supérieure et de deux courbes convexes vers le dos. Ces dernières s'enfoncent de plus en plus vers le dos au fur et à mesure que le rapprochement des chélicères augmente, et finalement, quand ces derniers se touchent ainsi que les deux yeux médians, la proéminence médiane glisse par derrière entre ces derniers, présentant une mince crête tégumentaire qui sépare les deux lentilles et, les ayant dépassés, se soude avec le tégument de la base des chélicères. Il se forme une petite dépression qui loge les deux yeux médians. C'est précisément cet état de choses que nous trouvons au dernier stade.

Chaque œil médian est donc la partie latérale du pli semi-lunaire céphalique. Ce pli, comme le prouvent les coupes des stades jeunes, était simple partout, mais son épaisseur et sa longueur augmentaient vers la partie latérale qui présentait l'ébauche de l'œil. Tout en étant la plus épaisse et la plus longue, cette partie (l'ébauche de l'ocelle) du pli se présentait aussi simple que sa partie mince et médiane. L'ébauche de l'œil médian pouvait se comparer à un cul-de-sac fermé (fig. 77-79) du côté du chélicère et ouvert du côté du cerveau. L'intérieur du sac tégumentaire était rempli dès le commencement par des cellules disposées en plusieurs rangées horizontales. Ces rangées cellulaires, par l'ouverture du sac, étaient en continuité directe avec les cellules nerveuses des parties adhérentes du cerveau (fig. 77-79, 81, 82).

Étudiant les coupes des yeux médians tout formés, on remarque, outre deux couches tégumentaires et des rangées de cellules nerveuses internes incluses dans la lamelle tégumentaire de l'ébauche oculaire primitive, encore deux couches distinctes (fig. ci-dessus). L'une de ces dernières recouvre la convexité de l'hémisphère oculaire sur tous les points, c'est la couche interne, qui a une seule rangée de cellules. La seconde couche recouvre seulement la partie antérieure de l'hémisphère oculaire, c'est le tégument qui est en continuité directe avec le tégument recouvrant toutes les parties du corps.

L'origine de ces deux couches est très évidente ; la couche tégumentaire interne de la languette oculaire primitive, après le quatrième stade, a dû poursuivre sa croissance interrompue pendant une longue période, entre le troisième et le quatrième stade. En croissant ainsi, cette couche, faute de place, a dû se plier et s'avancer du côté des chélicères, adhérant plus ou moins intimement à la languette au-dessous. Ayant atteint le sommet de cette dernière, la couche s'est pliée encore une fois. Il en est résulté deux plis tégumentaires superposés : le pli primaire supérieur,

formé des deux couches épidermiques et d'une couche intermédiaire de cellules nerveuses, qui est l'ébauche primitive de l'œil, et le pli secondaire, placé au-dessous du premier qui représente la périphérie convexe de l'hémisphère oculaire.

Durant la période de différenciation histologique de l'œil médian, l'extrémité libre du sommet du pli primaire s'est soudée avec le sommet du pli secondaire et la couche inférieure de ce dernier, devenant continue avec le tégument de la base du chélicère d'un côté et le tégument de la crête médiane longitudinale de l'autre, forme cette dépression épidermique qui entoure les yeux médians au dernier stade des embryons des Phrynes.

Est-ce le rapprochement des sommets des deux lamelles qui précède la différenciation histologique des yeux médians, ou bien cette dernière devance-t-elle le moment du rapprochement? Ceci reste inconnu, par suite du manque de stades présentant cette période du développement.

Au dernier stade, celui du *Damon medius*, les yeux médians se présentent tout à fait développés et presque réunis (fig. ci-dessus). Leur structure est assez compliquée. La partie claire centrale est formée de cellules très fines, incolores, dont les extrémités ténues sont réunies au centre, tandis que les extrémités plus épaisses, ayant l'aspect de bâtonnets, se trouvent sur la périphérie d'un hémisphère ayant la partie convexe tournée vers le côté ventral de l'embryon, tandis que sa partie coupée touche le tégument du corps. La couche de bâtonnets repose immédiatement sur une couche multicellulaire complètement recouverte par une couche épaisse de pigment très noir. Vient ensuite une zone pas très large et tout à fait claire, composée des bouts effilés de cellules précédentes. Par une couche pigmentaire, plus épaisse, quoique moins intense que la première couche de pigment, cette zone claire est séparée de la couche inférieure de l'hémisphère de l'ocelle. Cette dernière couche est composée de cellules excessivement fines, avec les noyaux

disposés à divers niveaux, ce qui fait paraître la couche comme formée de plusieurs rangées de ces derniers.

Le nerf pénètre du côté dorsal (par rapport au corps de l'embryon) de l'hémisphère oculaire et, autant qu'on en peut juger d'après les coupes, se répand entre les diverses couches qui constituent l'hémisphère oculaire.

L'origine, la formation et la structure des yeux latéraux des embryons des Phrynes diffèrent beaucoup de celles des yeux médians.

L'apparition de leur ébauche est contemporaine à celle des yeux médiants. Dans les coupes du troisième stade nous trouvons, au-dessus de la base de la seconde paire d'appendices thoraciques (les chélicères occupant à ce stade la position postœsophagienne), un épaississement épidermique très distinct, présentant deux toutes petites invaginations.

Involontairement on le compare à cet autre épaississement que Watase décrit et représente comme l'ébauche de l'œil latéral du Limulus au stade Trilobite.

Le développement des yeux latéraux des Phrynes marche si lentement, qu'au quatrième stade nous ne trouvons pas de changement visible dans l'épaississement épidermique en question.

Au cinquième et dernier stade, l'œil latéral se présente déjà formé.

On croirait que chaque œil est formé de deux yeux, qu'il est double. En effet, comme le montre la figure 83, l'œil entier présente un corps ovale, dont le milieu est occupé par une couche de pigment qui en dessous est très large, et il se rétrécit en montant pour s'élargir un peu au sommet. Des deux côtés de cette couche pigmentaire sont placés deux corps (un de chaque côté) cellulaires, de forme ronde, qui semblent s'enfoncer des deux côtés opposés, dans la couche pigmentaire. Ces deux corps cellulaires ont l'air d'être des lentilles.

Il est possible que ces yeux latéraux n'aient pas encore atteint le degré définitif de leur développement, parce que

leur structure paraît être bien moins compliquée que celle des yeux médians. On chercherait en vain quelque chose de semblable à la couche des bâtonnets qui est assez bien développée dans les yeux médians.

Dans le chapitre sur le système nerveux nous avons vu que le ganglion optique présentait non seulement une structure histologique très différenciée, mais aussi une forme très complexe. Il se présente composé de trois parties, presque isolées l'une de l'autre ainsi que de la partie tronquée, unie à la base du ganglion, les trois premières formant le sommet de ce dernier. Nous avons reconnu aussi que cette forme, dans tous ses détails, est celle du ganglion optique des autres Arthropodes, avec les trois parties du sommet, différenciées en lame ganglionnaire et masses médullaires externe et interne.

Tout en étant ainsi conforme au ganglion optique des autres Arthropodes par ses parties constituantes, le ganglion optique des Phrynes en diffère beaucoup par les rapports intimes entre ses parties et le cerveau ainsi qu'avec l'organe optique lui-même.

Chez les Crustacés et les Insectes, les trois parties supérieures du ganglion optique (lame ganglionnaire, masses médullaires externe et interne), sont disposées en dehors du cerveau, indiquant un rapport plus intime avec l'organe de la vue, tandis qu'elles ne se rattachent au cerveau que par l'intermédiaire de la partie tronquée de la base du ganglion optique, qui est intimement lié au cerveau.

Nous voyons une tout autre disposition chez les Phrynes, où toutes les trois parties supérieures du ganglion optique (lame ganglionnaire, masses médullaires externe et interne), sont au contraire plus intimement liées au cerveau qu'elles ne le sont à l'organe optique lui-même, et, sous ce rapport, les Phrynes montrent plus d'affinité avec les Limules qu'avec tous les autres Arthropodes.

Chez les Phrynes, en effet, comme c'est également le cas chez les Limules, les trois parties supérieures de ganglions

optiques sont incluses dans l'encéphale, occupant son côté dorsal. Une couche cellulaire épaisse (calotte occipitale) les recouvre et les sépare complètement de l'organe optique. Ces derniers reçoivent un nerf optique que le ganglion optique leur envoie à travers cette couche épaisse multicellulaire.

Ainsi les trois parties nerveuses en question sont très éloignées et, de plus, séparées de l'organe optique par une paroi. Le degré de leur différenciation histologique, comme nous l'avons vu, ne nous permet pas de dire si les chiasmas unissant ces trois parties entre elles, chez les Limules, existent également chez les Phrynes.

Pour terminer, il nous reste maintenant à préciser la signification de cette couche cellulaire qui recouvre le côté dorsal du cerveau, la couche dont nous avons suivi très soigneusement le développement embryonnaire et que nous avons nommée, conformément à sa forme et la place qu'elle occupe dans le céphalothorax, calotte occipitale.

Selon toutes les données sur l'origine et le développement embryonnaire, il serait possible d'admettre que, primitivement, cette partie de la couche cellulaire du cerveau, chez les ancêtres très éloignés des Phrynes, ne faisait point partie de la couche cellulaire recouvrant le cerveau proprement dit, et les données fournies par l'étude du dernier stade du développement des Phrynes confirment parfaitement cette supposition. En effet, chez les animaux en question, cette calotte recouvre, non pas les parties du cerveau proprement dit, qui, chez les ancêtres éloignés, formaient également le cerveau, mais les parties du ganglion optique et de l'organe qu'il innerve, les parties qui, chez les Phrynes, ne sont devenues des parties cervicales qu'avec la modification de l'organe optique chez leurs plus proches ancêtres.

Quand on étudie les très jeunes stades des embryons des Phrynes et qu'on observe le développement de cette couche cellulaire, la première comparaison qui se présente à l'esprit, c'est celle de la couche dioptrique des divers

Crustacés (*Astacus*, *Palemon*, *Ériphies*, *Mysis*). La ressemblance dans le développement des jeunes stades des deux couches (calotte occipitale et couche dioptrique) en question est vraiment très grande.

Cette couche dioptrique, très précoce dans son développement, est formée de cellules d'un caractère histologique particulier et très voisin de celui qui caractérise la couche recouvrant le ganglion terminal du cerveau des embryons des Phrynes. Les cellules formant la couche dioptrique de l'œil des Crustacés étant transmises par hérédité aux Phrynes qui n'ont plus besoin de ce caractère spécifique d'éléments histologiques du ganglion optique, ces cellules font lentement leur évolution, maintenant régressive, en se transformant de nouveau en cellules purement nerveuses du cerveau, c'est-à-dire qu'elles redeviennent ce qu'elles étaient, à coup sûr, avant d'avoir donné naissance à la couche dioptrique des yeux chez les Crustacés.

Il me semble que c'est la seule supposition qui puisse nous expliquer convenablement le caractère étrange des cellules, ainsi que leur différenciation lente en fibrilles qui sont caractéristiques de la partie occipitale du cerveau des Phrynes.

Odessa, 15 octobre 1900.

FIN DE LA PARTIE DESCRIPTIVE.

BIBLIOGRAPHIE

BALFOUR. — *Notes on the develop. of the Araneina* (Quarter. Journ. micr. sc., vol. XX, 1880)

BARROIS. — *Sur le dévelop. des Araignées* (Journ. An. Phis., etc., Paris, 1877).

— *Treat on Compar. Embryol.*

BOUVIER. — *Système nerveux de Limule* (Bull. Soc. philom., 5e s., t. III, n. 4).

BRUCE. — *Observ. on the. Embryol. Spid.* (Americ. Natural., vol. XX, 1886).

CLAPARÈDE. — *Recherches sur l'évol. des Araignées* (Natur. Vert. Utrecht, 1862).

KIRCHINOUYE. — *On the develop. of Araneina* (Journ. of. College of. Sc. Imp. Univ. Japan., vol. IV, 1891).

KORSCHELT u. HEIDER. — *Lehrb. d, vergl. Entw. Gesch. wirb. Thiere*, 1890.

KINGSLEY (J.-S.). — *Note on the Embryol. of Limulus* (Quart. Journ. micr. sc. (2), vol. XXV, 1885).

LANKESTER. — *Limulus on Arach* (Quart. Journ. micr. sc. (2), vol. XXI, 1881).

— *On the Coxal-Gland of Scorp., etc.* (Proced. Roy. Soc. Lond., vol. XXXIV, 1882-83).

— *New Hyp. as to the Relat. of the. Lung. book of Scorp. to the, etc.* (Quart. Journ., vol. XXV, 1885).

LEBEDINSKY. — *Untersuch. n. d. Entw. g. d. Seckrabbe* (en russe, Odessa, Sapiski, 1889).

LAURIE. — *On the. Morphol. of. the. Pedipal.* (Journ. Lin. Soc., XXV, 1894).

MAC LEOD. — *Recherches sur la struct. et la signif. de l'ap. resp. des Arach.* (Arch. Biol., vol. V, 1884).

MARCHALL. — *Furth Observ. on the Hist. Strip.-Murel.* (Quart. Journ., vol. XXXI (2), 1890).

MORIN. — *Zur Entw. g. der Spinenen* (en russe, Sapiski, Odessa, 1888).

SALENSKY. — *Entw. des Araneen* (en russe Kiev, Sapiski, n° 9, 1871).

STURANY. — *Die Coxaldr. des Arachnoid.* (Arb. Zool. Inst. Univ. Wien., t. IX, 1891.

WATASE. — *On the Morp. of t. Comp. Eyes of Arthr.* (Stud. Biol. Lab. J. Hopk. Univ., vol. IV, 1890. Korsch. u. Herd.).

EXPLICATION DES PLANCHES

EXPLICATION DES FIGURES

an, anneaux.
apoc, *Ls*, appendices ocellaires.
brg, bourgeon.
c, cuticule.
cep, cellule épithéliale.
ep, épithélium.
en, endoderme.
ec, ectoderme.
m, mésoderme.
lt, l'organe latéral.
san, sac d'anneaux.
pl, papille longue.
pl', papille mamelonnée.
apr, rudiments d'appendice abdominaux.
apmt, appendices thoraciques.
apmv, — abdominaux.
pg, languette du membre.
ran, rudiment de la première antenne (antennule).

Appareil respiratoire.

aprc, 1, appendice de chambre de poumon.
aprc', 2, appendice de chambre de poumon.
raprc, rudiment d'appendice de chambre de poumon.
trc, traînées de cellules.
zf, zigzag de feuillets.
fl, feuillet.
epc, épine cuticulaire.
sp, 1, soupape.
sp', 2, —
chb, 1, chambre pulmonaire.
chb', 2, —
plc, plis cuticulaires.
k, disposition de noyaux en paires.

Appareil circulatoire.

frmar, deux artères céphalothoraciques dorsales.
art, artère dorsale.
vs, vaisseaux.
vs', division du vaisseau.
vsv, vaisseau impair abdominal ventral.
vsm, muscles du cœur.
vsc, cavités latérales.

Organes de la vue.

cuhp, couche pigmentaire.
bt, bâtonnet.
rst, réseau cellulaire.
cuhp, 2, couche pigmentaire.
zcl, zone claire.

Système nerveux.

ar, la couche de cellules nerveuses.
ar', gouttière médiane.
con, cellule nerveuse.
cln, cellule nerveuse.
cm, commissure nerveuse.
cm', 1, — —
cm'', 2, — —
cm''', derniers vestiges de commissures disparaissant.
epn, cellule épithéliale nerveuse.
fbr, fibrille nerveuse.
glg, neuromère du 1er membre céphalothoracique (chélicère).
glg', neuromère du 2e membre céphalothoracique.
glg'', neuromètre du 3e membre céphalothoracique.
glg''', neuromètre du 4e membre céphalothoracique.
glg'''', neuromère du 5e membre céphalothoracique.
glg''''', neuromère du 6e membre céphalothoracique.
glg'''''', neuromères abdominaux.
lbncl, lobes du neuromère de chélicère
lbn, lobes céphaliques.
nbs, nerf de membre.
crp, partie du cerveau.
glgc, neuromères cérébroïdes.
cloc, calotte occipitale.
nbroc, nerf ocellaire.
rs, réseau nerveux.
tr, tronc nerveux.
glnoc, ganglion occipital.
glncm, neuromère de la commissure préœsophagienne.
sbfr, substance nerveuse de neuromères réunis.
clbc, circonvolution de lobes céphaliques.
clbm, circonvolution de lobes des ganglions thoraciques.
clbv, circonvolution de lobes des neuromères abdominaux.
glgoc, ganglion ocellaire.
glgol, ganglion d'œil latéral.
exglg, extrémité du système nerveux.
stn, système nerveux.
cr, cerveau.
tr', tronc nerveux, section transversale.
cn, cellule nerveuse.
snv, système nerveux ventral.
crcl, cellule nerveuse disparaissant.

Appareil digestif.

an, ouverture anale.
b, appendices de la bouche.
bc, cavité de la bouche.
œ, œsophage.
œm, muscles à l'entrée de l'œsophage.
œm', muscles à la soudure de l'œsophage avec l'estomac.
cœ, cæcums stomacaux.
in, intestin.
st, estomac.
rc, rectum.
lvr, lèvre.
sch, sac hépatique.
den, dent chitineuse.
s, sac stercoral.

Système musculaire.

fmd, faisceau musculaire lisse.
ms, fibre musculaire lisse.
fmbr, fibrille de muscles lisses.
msc, tunique de la fibre musculaire.
fmstr, faisceau de muscles striés.
fmbrs, fibre de muscles striés.
fml, petit faisceau de muscles lisses.
mlg, muscles longitudinaux.
crt, cartilage de l'endosternite.

Glandes.

gldc, glande coxale.	*td*, tendon du tissu conjonctif.
cod, 1, conduit excréteur.	*cod'*, 2, conduit excréteur.

Fig. 1. —
Fig. 2. — } Deux œufs au stade du blastoderme.

Fig. 3. —
Fig. 4. —
Fig. 5. — } Trois positions différentes d'un embryon au stade de la formation de bourgeons de tous les membres céphalothoraciques et du système nerveux.

Fig. 6. — Vue de face
Fig. 7. — Vue de profil } d'un embryon du 3e stade.

Fig. 8. — Vue de profil d'un embryon du 4e stade.

Fig. 9. — Les embryons jumeaux.

Fig. 10. — L'aspect du côté dorsal
Fig. 11. — — du profil } d'un embryon au dernier stade.

Fig. 12. — Trois figures du cerveau entier d'une Phryne adulte.

Fig. 12 *bis*.
Fig. 13.
Fig. 14. } Trois coupes du blastoderme.

Des embryons du 3e stade :

Fig. 15. — Coupe transversale de la partie sous-œsophagienne.
Fig. 16. — Coupe longitudinale médiane du corps.
Fig. 17. — Coupe transversale de l'œsophage.
Fig. 18. — Coupe longitudinale des circonvolutions du système nerveux céphalique.

Fig. 19. — Coupe longitudinale d'*Ixodes calcaratus* Bir.

Des embryons du 3e stade :

Fig. 20. — Coupe transversale des deux ganglions nerveux thoraciques et de l'extrémité du système nerveux abdominal.
Fig. 21. — Coupe longitudinale du cerveau, très voisine de la figure 18.
Fig. 22. — Coupe longitudinale du cerveau et du chélicère.

Fig. 23. — Coupe longitudinale d'*Ixodes calcaratus* à un stade plus avancé.

Des embryons du 3e stade :

Fig. 24. — Coupe longitudinale latérale présentant une moitié du système nerveux depuis son extrémité occipitale et jusqu'à sa pointe terminale abdominale.
Fig. 25. — Coupe transversale d'un ganglion thoracique présentant les invaginations externes ou ectodermiques.
Fig. 26. — Les papilles longues des téguments.
Fig. 27. — Coupe transversale au-dessus de la bouche.

Des embryons du 4e stade :

Fig. 28. — Coupe longitudinale plus médiane que latérale.
Fig. 29. — Coupe transversale de la région des chélicères.
Fig. 30. — Coupe longitudinale très voisine de la figure 28, mais plus latérale.
Fig. 31. — Coupe transversale de l'organe latéral.
Fig. 32. — Coupe longitudinale latérale présentant les invaginations externes de tout le système nerveux.
Fig. 33. — Coupe transversale montrant la commissure préœsophagienne.

Fig. 34. — Coupe longitudinale médiane du système nerveux.
Fig. 35. — Coupe longitudinale médiane du vaisseau dorsal.

Des embryons du 4e stade.

Fig. 36. — Deux fibres de muscles striés de la Phryne adulte.

Fig. 37. — Coupe transversale de la région céphalique et des yeux latéraux.
Fig. 38. — Coupe transversale du corps au niveau de l'organe latéral.
Fig. 39. — Coupe longitudinale latérale du corps.
Fig. 40. — Coupe transversale présentant le début du vaisseau dorsal.

Des embryons du 4e stade.

Fig. 41. — Coupe transversale d'endosternite et de la glande coxale.
Fig. 42. — Coupe transversale de l'estomac.

Des embryons du dernier stade.

Fig. 43. — Coupe longitudinale latérale présentant les appendices abdominaux des embryons du 4e stade.
Fig. 44. — Coupe transversale de la région de l'œsophage d'un embryon au 4e stade.
Fig. 45. — Une fibre de muscles striés d'une Phryne adulte.

Fig. 46. — Coupe transversale du rectum.
Fig. 47. — Coupe transversale de la partie basse de l'œsophage.
Fig. 48. — Coupe longitudinale latérale du corps montrant les muscles dorso-ventraux.
Fig. 49. — Coupe transversale de l'œsophage dans la région de la bouche.
Fig. 50. — Coupe longitudinale latérale de la base des membres.
Fig. 51. — Coupe longitudinale médiane du corps.
Fig. 52. — Coupe longitudinale latérale de la région des glandes coxales.
Fig. 53. }
Fig. 54. } Deux coupes transversales des deux conduits excréteurs des glandes coxales.
Fig 55. — Coupe longitudinale des organes respiratoires.
Fig. 56. — Coupe transversale de l'abdomen.
Fig. 57. — Coupe longitudinale latérale de la partie moyenne du corps.
Fig. 58. — Coupe transversale d'une chambre de poumon d'une Phryne adulte.

Des embryons du dernier stade.

Fig. 59. — Coupe longitudinale des deux chambres superposées des poumons d'une Phryne adulte.

Fig. 60. — Coupe longitudinale des deux chambres superposées des poumons.
Fig. 61. — Aspect du tégument d'une chambre de poumon en train de se former.

Des embryons du dernier stade.

Fig. 62. — Feuillets du livre des poumons d'une Phryne adulte.
Fig. 63. — Coupe longitudinale de la partie anale d'un embryon du dernier stade.
Fig. 64. — Coupe transvers. d'une chambre des poumons d'une Phryne adulte.

Fig. 65. — Coupe d'un faisceau de muscles lisses.
Fig. 66. — Coupe transversale de la plaque génitale et d'une chambre de poumon.

Des embryons du dernier stade.

Des embryons du dernier stade :

Fig. 67. — Coupe transversale de l'intestin et des petits vaisseaux.
Fig. 68. — Coupe transversale d'une chambre de poumon et de la plaque génitale.
Fig. 69. — Coupe longitudinale des feuillets du livre des poumons.
Fig. 70. — Coupe transversale du vaisseau ventral, partie moyenne.
Fig. 71. — Coupe transversale du vaisseau ventral, le début.
Fig. 72. — Coupe transversale du cerveau.
Fig. 73. — Coupe longitudinale des ganglions des membres thoraciques.
Fig. 74. — Coupe longitudinale latérale du système nerveux céphalothoracique.
Fig. 75. — Coupe longitudinale d'un lobe du cerveau.
Fig. 76. — Coupe transversale des deux commissures pré-œsophagiennes.
Fig. 77. — Coupe longitudinale de l'œil médian.
Fig. 78. — Coupe longitudinale des yeux médians.
Fig. 79. — Coupe longitudinale du ganglion d'un œil médian.
Fig. 80. — Coupe longitudinale d'un ganglion thoracique.
Fig. 81. / Fig. 82. — Deux coupes successives de la périphérie d'un œil médian.
Fig. 83. — Coupe latérale d'un œil latéral.

Fig. 84. — Coupe transversale de l'œsophage de l'adulte.
Fig. 85. — Coupe transversale médiane du système nerveux d'un embryon au dernier stade.

NOTE SUR

L'INTERVENTION DU PHÉNOMÈNE D'IONISATION

DANS L'ACCLIMATATION D'ORGANISMES VIVANTS A DES SOLUTIONS SALINES

Par R. FLORENTIN

Docteur ès sciences, Préparateur à l'Université de Nancy.

L'acclimatation d'animaux d'eau douce à une eau de plus en plus salée est un phénomène des plus complexes qui est encore loin d'être connu dans ses détails. Les faits naturels, aussi bien que les expériences, montrent en effet des contradictions qui font prévoir l'intervention, dans l'acclimatation, de phénomènes autres que ceux qu'on invoque habituellement pour l'expliquer : *osmose* et *dialyse*.

L'ionisation, en particulier, ne doit pas être étrangère à l'acclimatation. La théorie des ions est maintenant introduite d'une façon définitive dans le vaste domaine de la physiologie, et le rôle important de l'ionisation dans les phénomènes vitaux est mis de plus en plus en lumière, à partir des études de Kahlenberg et True jusqu'aux récents et instructifs travaux de L. Maillard (1), sur cette intéressante question.

Il est certain qu'une cellule vivante quelconque, placée

(1) L. Maillard, Les applications biologiques de la théorie des ions (*Revue générale des sciences*, t. X, 1899, p. 768). — De l'intervention des ions dans les phénomènes biologiques. Recherches sur la toxicité du sulfate de cuivre pour le *Penicillium glaucum* (*Journ. de Physiol.*, n° 4, Juillet 1899, p. 651 et 673).

au sein d'une solution saline, est soumise à l'action, non seulement des molécules dissoutes, mais aussi des ions libres, provenant d'un certain nombre de molécules dissociées. De quelle façon l'ionisation va-t-elle influencer l'acclimatation ? Dans mes études sur la faune des mares salées (1), j'ai fait pressentir, après L. Maillard, l'importance qu'on doit attribuer à l'ionisation dans le phénomène intime de l'acclimatation, en tant que facteur physico-chimique de ce phénomène, et je suis de plus en plus convaincu de l'exactitude de cette assertion.

Considérons, en effet, une cellule vivante, un Infusoire par exemple, dans une solution saline. La régulation des pressions entre les fluides intérieurs de la cellule et le milieu extérieur, régulation qui constitue peut-être le phénomène intime ou mécanisme de l'acclimatation, n'est certainement pas obtenue exclusivement par la simple introduction dans la cellule, de molécules salines venant de l'extérieur, molécules qu'il serait faux de considérer comme des entités physico-chimiques immuables. La pression intérieure est une pression osmotique due aux ions et molécules diverses du milieu cytoplasmique. Si un certain nombre de molécules salines sont introduites dans la cellule d'une façon quelconque (soit par dialyse, soit par la nutrition), la pression osmotique augmente, mais en même temps la dissociation des molécules salines de même espèce, préexistantes dans l'Infusoire, va diminuer, car on sait que la proportion des molécules ionisées d'une solution est d'autant moindre que la concentration de cette solution est plus grande. En d'autres termes, l'augmentation numérique des particules introduites est compensée (en tout ou en partie) par une *régression* de l'ionisation ; de sorte que la pression osmotique intérieure *peut varier très peu*. Je reviendrai plus loin sur cette importante question.

Dans le cas particulier de l'acclimatation à l'eau salée, la

(1) R. Florentin, Études sur la faune des mares salées de Lorraine (*Ann. Sc. Nat., Zoologie*, t. X, 1900, p. 209-350, voy. p. 299).

pression osmotique extérieure augmente par apport progressif de nouvelles molécules de chlorure de sodium (sans parler des ions). La pression osmotique intérieure ne variera pas dans le même rapport, comme je l'ai dit précédemment ; il en résulte donc, qu'à un moment donné, il y aura une différence notable entre les pressions osmotiques intérieure et extérieure : il n'y aura pas isotonie entre les deux milieux. Pour qu'il y ait équilibre, il faut alors l'intervention d'autres pressions, parmi lesquelles les plus importantes sont certainement les pressions capillaires qui s'exercent sur la membrane cellulaire, et dont le rôle biologique, jusqu'alors négligé, doit être, à mon avis, pris en considération.

On sait que la pression capillaire P, est fonction de la tension superficielle et des dimensions de la cellule, d'après la formule de Laplace : $P = A\left(\frac{1}{R} + \frac{1}{R'}\right)$, dans laquelle A désigne la tension superficielle, R et R' les deux rayons de courbure principaux en un point déterminé de la membrane. Or, la tension superficielle dépend de la nature des deux milieux ; on voit donc que dans le cas actuel, avec des pressions osmotiques, non seulement variables, mais ne variant pas dans le même rapport, la discussion de la formule de Laplace présente de nombreuses difficultés. Mais le fait d'observer des variations de forme, de dimensions, dans certaines cellules acclimatées à des solutions salines, suffit à montrer le rôle important de ces pressions capillaires dans le maintien de l'équilibre pendant l'acclimatation. Les exemples de ces variations morphologiques sont bien connus et sont principalement relatifs à des Amœbiens, cellules facilement déformables, où les plus légères variations de pression doivent se faire sentir. Plusieurs auteurs, tels que Kühne, Czerny, Verworn, Rhumbler, en ont cité. Dans mes études sur la faune des mares salées, j'ai noté aussi quelques variations de ce genre chez des Amibes et de plus chez plusieurs Infusoires.

Bien des cellules s'acclimatent à des solutions salines sans présenter aucune modification de forme : cela prouve tout simplement que, dans ce cas, la capillarité a une valeur inférieure à *l'élasticité* de la membrane de la cellule ou ectoplasme, facteur très important dont il faut aussi tenir compte.

Doit-on rapporter aux mêmes influences (capillarité et élasticité cellulaire), les modifications dans les caractères morphologiques, observées jusqu'alors sur bon nombre de Métazoaires acclimatés à des milieux différents de leur milieu habituel ? Je n'oserais l'affirmer, bien que ce soit très probable.

Revenons maintenant sur la régression de l'ionisation à l'intérieur de mon Infusoire en instance d'acclimatation.

La diminution de l'ionisation d'un sel en solution est mise en évidence par plusieurs faits bien connus, par exemple le suivant : Dans une solution saturée d'iodure de plomb (PbI^2), on verse une goutte d'iodure de potassium (KI) concentré. Il se forme un précipité d'iodure de plomb, qui est cependant soluble dans l'iodure de potassium. Mais l'introduction des ions I de KI fortement dissocié, a fait rétrograder l'ionisation de PbI^2 ; des molécules de PbI^2 se sont reformées, et ne pouvant se dissoudre dans le milieu saturé, elles se précipitent.

C'est aussi par une régression de l'ionisation qu'on doit expliquer la baisse remarquable de la toxicité du sulfate de cuivre sur le *Penicillium glaucum* (expériences de Maillard), par l'introduction, dans la solution, de sulfates alcalins qui font diminuer le nombre des ions Cu.

Il ne serait pas étonnant qu'il en fût de même dans les faits observés récemment par Balbiani (1). Il a pris des Paramécies vivant depuis plus d'un mois dans une solution de sel marin à 3 grammes par litre (2), et les a transportées

(1) Balbiani, Études sur l'action des sels sur les Infusoires (*Arch. anat. micr.*, t. II, 1898, p. 518-600).

(2) Balbiani a reconnu que cette concentration est celle où toute action

dans une solution de chlorure de potassium au même degré de concentration isotonique que la solution de chlorure de sodium antérieure. Balbiani a remarqué que la survie des Paramécies salées dans la solution de chlorure de potassium, a été beaucoup plus longue que la survie d'autres Paramécies d'eau pure placées dans la même solution potassique.

Il y a là aussi une diminution du nombre de certains ions nuisibles à la cellule, dans l'Infusoire salé. En effet, après l'introduction, dans celui-ci, d'une petite quantité de KCl, à l'état moléculaire et dissocié, les ions Cl provenant de KCl, sont bien moins nombreux que les ions Cl existant dans l'Infusoire d'eau douce plongé directement dans KCl ; car, dans le premier, se trouve déjà un certain nombre d'ions Cl provenant de NaCl dissocié. Il en résulte que le nombre des ions K, dans l'Infusoire salé, est bien inférieur au nombre des ions K dans le second. C'est pour cette raison que les Infusoires salés de Balbiani vivent bien plus longtemps dans le KCl que d'autres provenant de l'eau douce, car on sait, depuis les expériences de Richet (1), que le K a un pouvoir toxique considérable, si on le compare à celui de Na.

Richet a expérimenté sur diverses espèces de Poissons de la Méditerranée, et a reconnu que un gramme de K est près de 250 fois plus toxique que un gramme de Na. Il est à supposer qu'il en est de même, ou à peu près, pour un être unicellulaire.

Comme autres expériences, Balbiani plonge les Paramécies salées, non plus dans une solution de KCl, mais dans une solution de sel marin plus concentrée que celle (3 p. 1 000) d'où elles proviennent ; il obtient un résultat identique à celui de ses expériences précédentes, c'est-à-dire que les individus provenant de la première solution

osmotique cesse de s'exercer entre les Infusoires et le milieu extérieur. Il considère pour cette raison cette solution de NaCl, comme réalisant l'isotonie avec le contenu cellulaire.

(1) Richet, De la toxicité comparée des différents métaux (*Comptes rendus Acad. Sc., Paris*, t. XCIII, 1881, p. 649).

salée, montrent une vitalité bien supérieure à celle de Paramécies d'eau douce placées directement dans la seconde solution plus concentrée. De même si on transporte les Paramécies de la seconde solution dans une troisième plus concentrée encore, et ainsi de suite. A chaque transport d'une Paramécie dans une solution plus concentrée, il y a diminution relative du nombre des ions Na, par suite d'une reconstitution de plusieurs molécules NaCl.

Enfin, il est à remarquer que Balbiani a aussi observé le même fait en transportant ses Paramécies salées (3 p. 1000) dans une solution isotonique de KBr, sel à propriétés chimiques et physico-chimiques très voisines de KCl, mais dont les ions (K et Br) sont différents tous les deux de ceux de NaCl. Or, jusqu'ici, l'étude du rôle des ions en physiologie n'a été entreprise qu'avec des sels possédant un ion commun ($HgCl^2$ et NaCl, $CuSo^4$ et Na^2So^4), et on a constaté dans tous les cas l'intervention du phénomène de l'ionisation. Ce dernier fait permet de présumer l'existence du même phénomène, quand on a affaire à des sels de propriétés très voisines, mais d'ions différents, c'est-à-dire que la dissociation d'un sel donné peut être modifiée, soit par un sel ayant un ion commun avec le premier, soit par un sel très voisin, mais à ions différents. On voit que le problème serait bien plus général.

Sans m'étendre davantage sur ce sujet si intéressant, on prévoit que les phénomènes de dissociation sont appelés à être d'un grand secours à la résolution d'un certain nombre de questions biologiques. La toxicologie, en particulier, leur doit l'éclaircissement de plusieurs points restés jusqu'alors impénétrables, et je viens de faire entrevoir le rôle qu'ils doivent jouer dans le phénomène si compliqué de l'acclimatation des organismes aux solutions salines.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

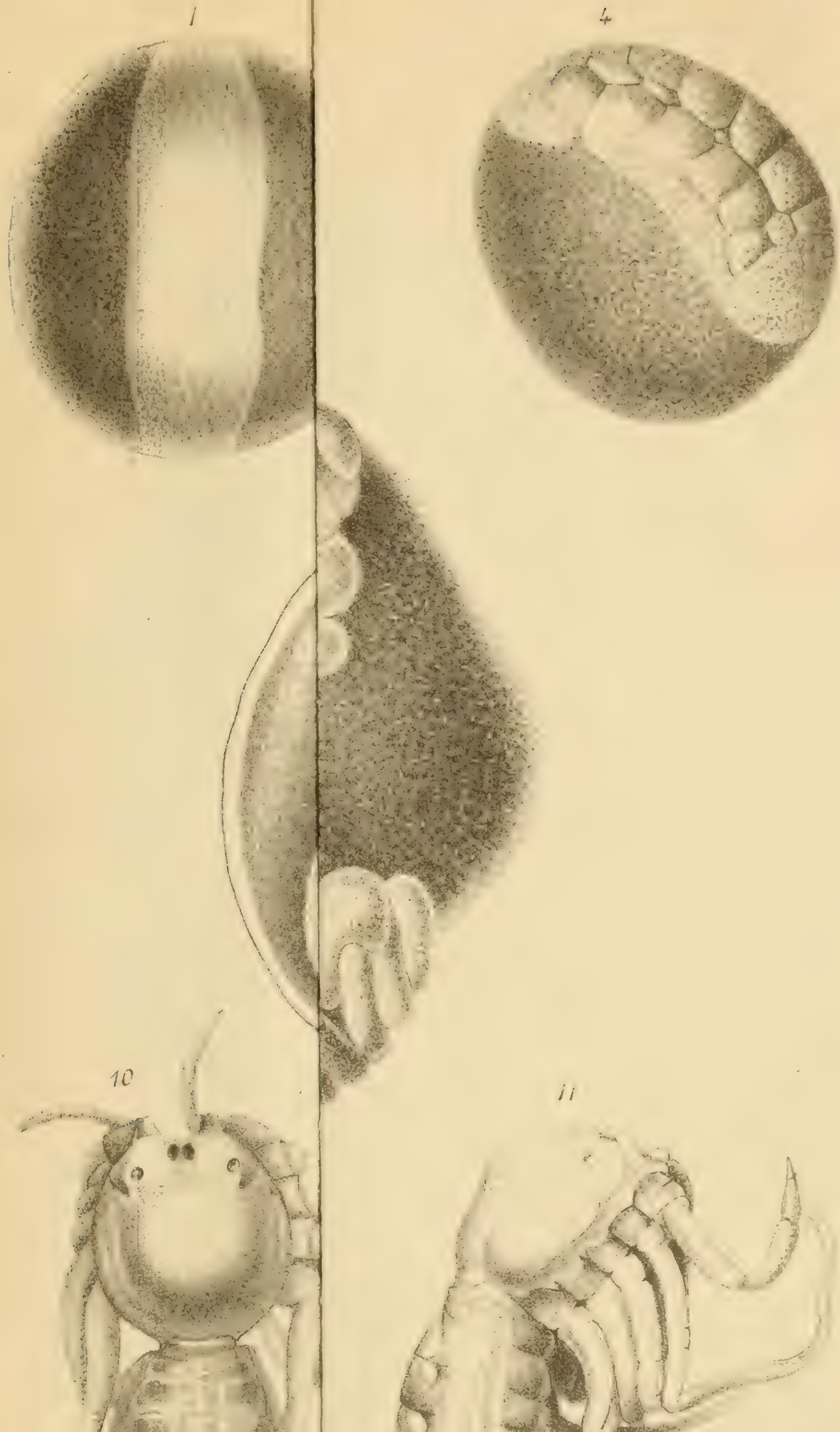
1402-99. — CORBEIL, Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.



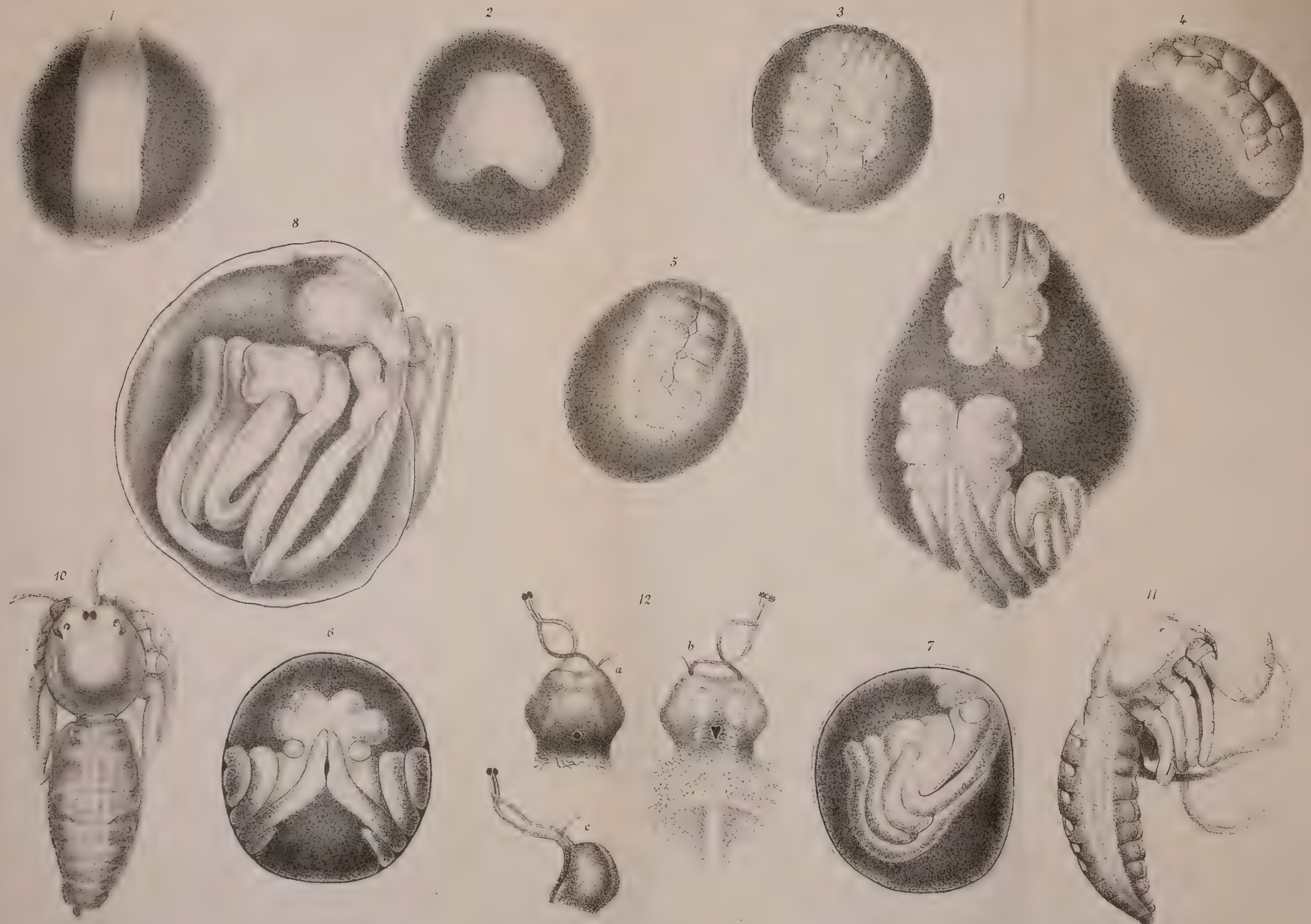
H. NEUVILLE. — *Etude de la vascularisation intestinale.*

Masson & Cie, Editeurs

Phototypie Berthaud, Paris



S Pereyaslawzewa del.   Nicolet lith.



S. Pereyaslawzewa del.

Masson et Cie, Editeurs.

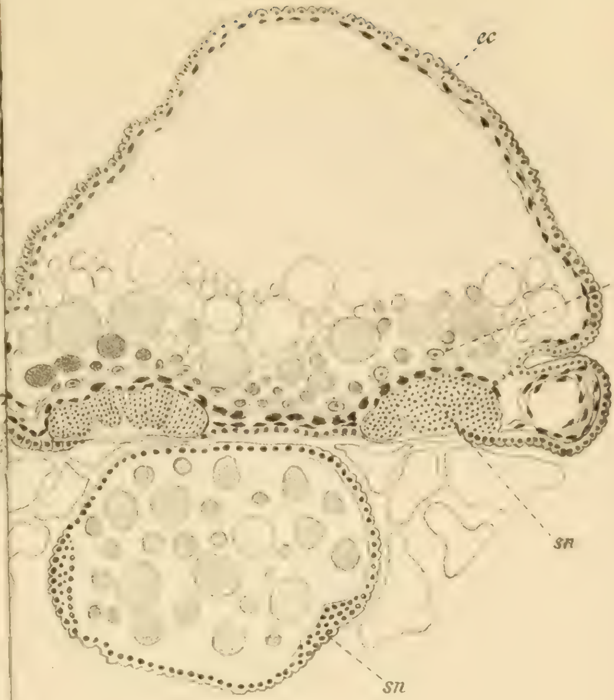
Nicolet lith.

Impr. Lemercier Paris

14



15

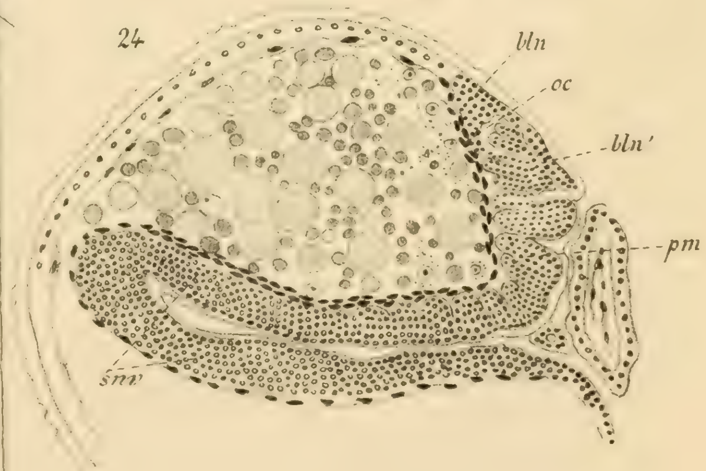


18





24



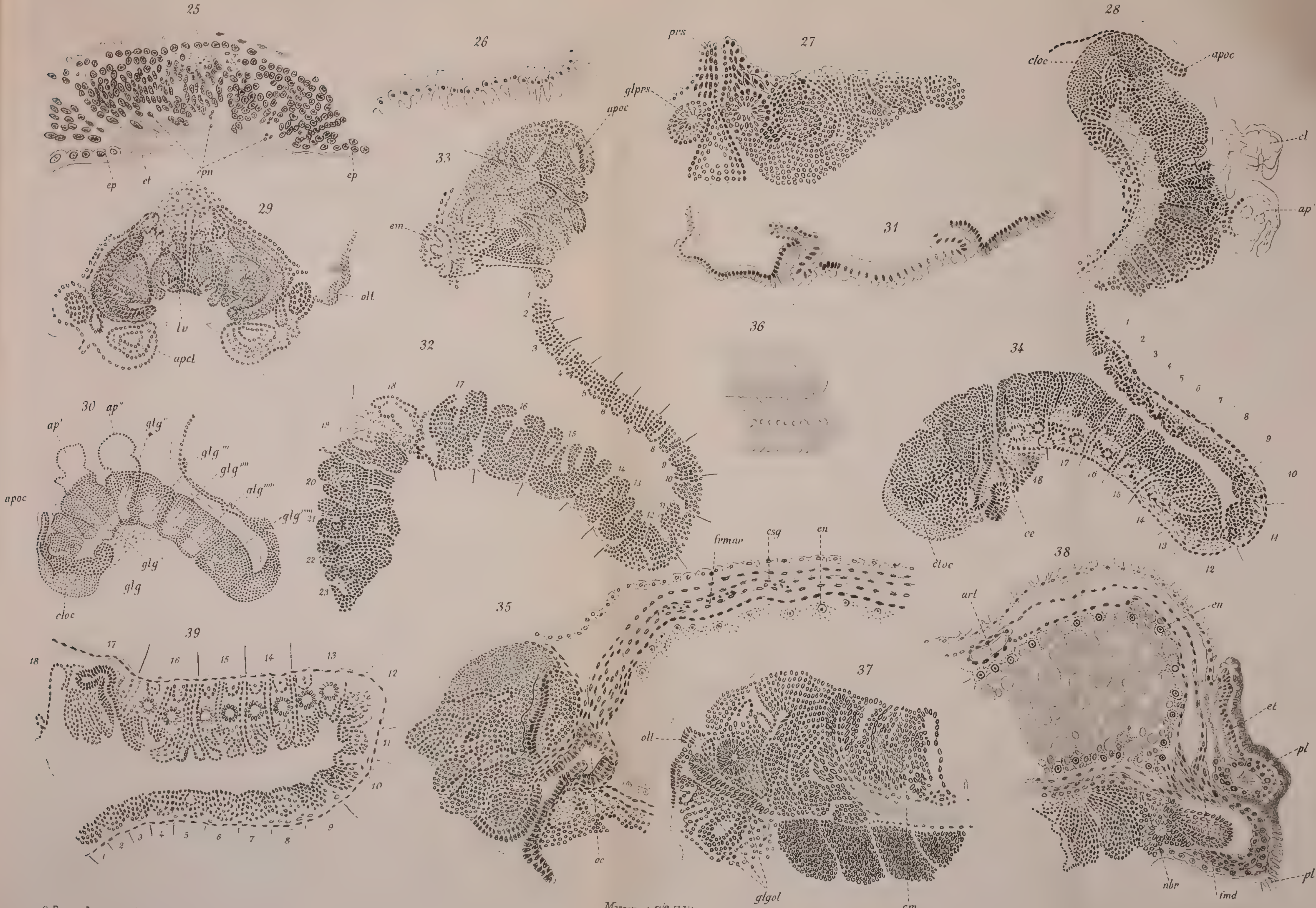
S. Perejaslawzewa del

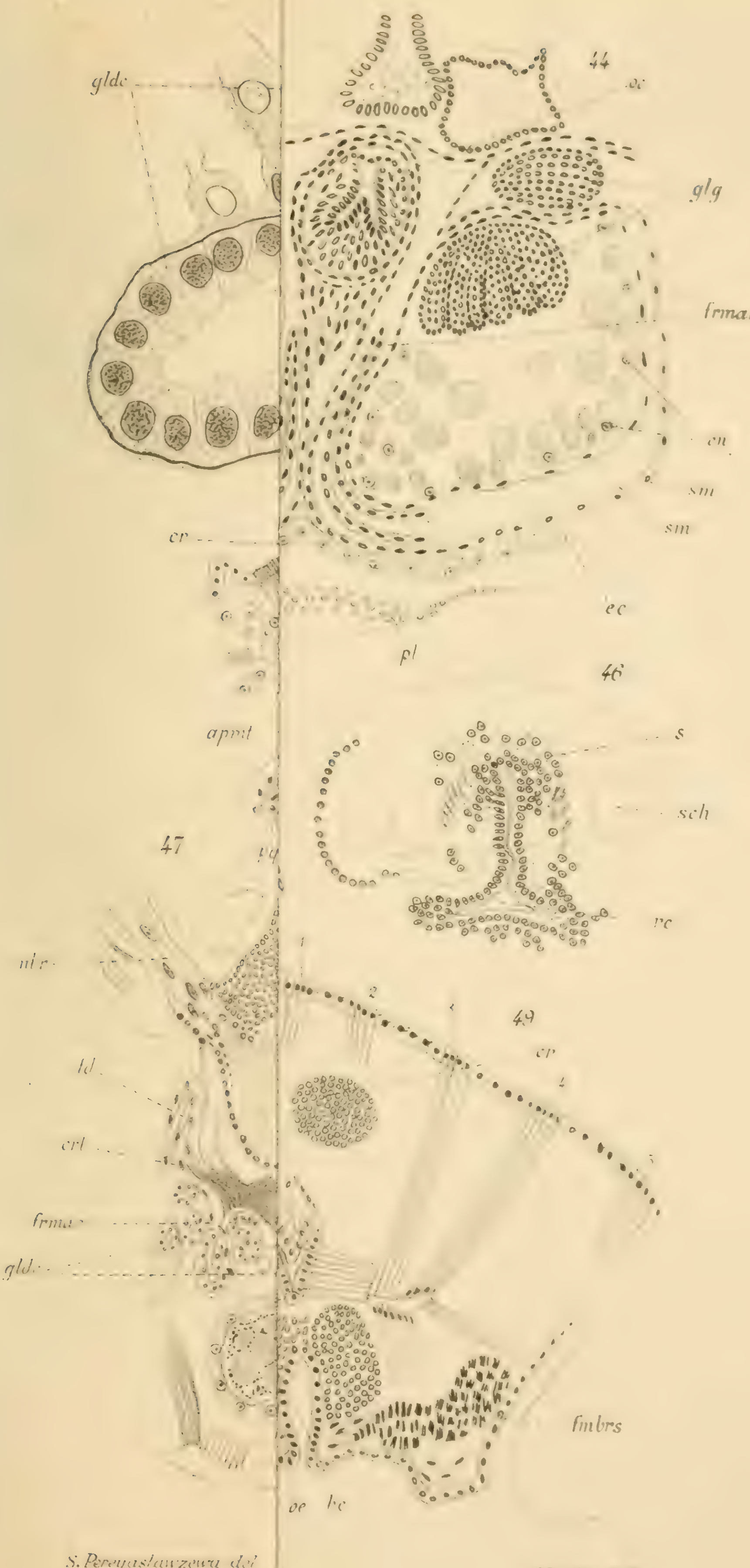
Nicolet lith.


14
13
12
15
ec
en
sn
16
en
m
snc
oc
ec
sn'
17
lv
ce
sn
19
Ls
el
pdl
snc
snu
20
en
fbr
m
sn
ep
ep
sn
18
coc
apoc
ran
entn
epn
chl
Ls
Pdl
oc
epl
chb
21
apoc
ran
lbn
lbn'
22
lbn
coc
a
b
apac
ran
cl
pm
lbncl
24
bln
oc
bln'
pm
snv

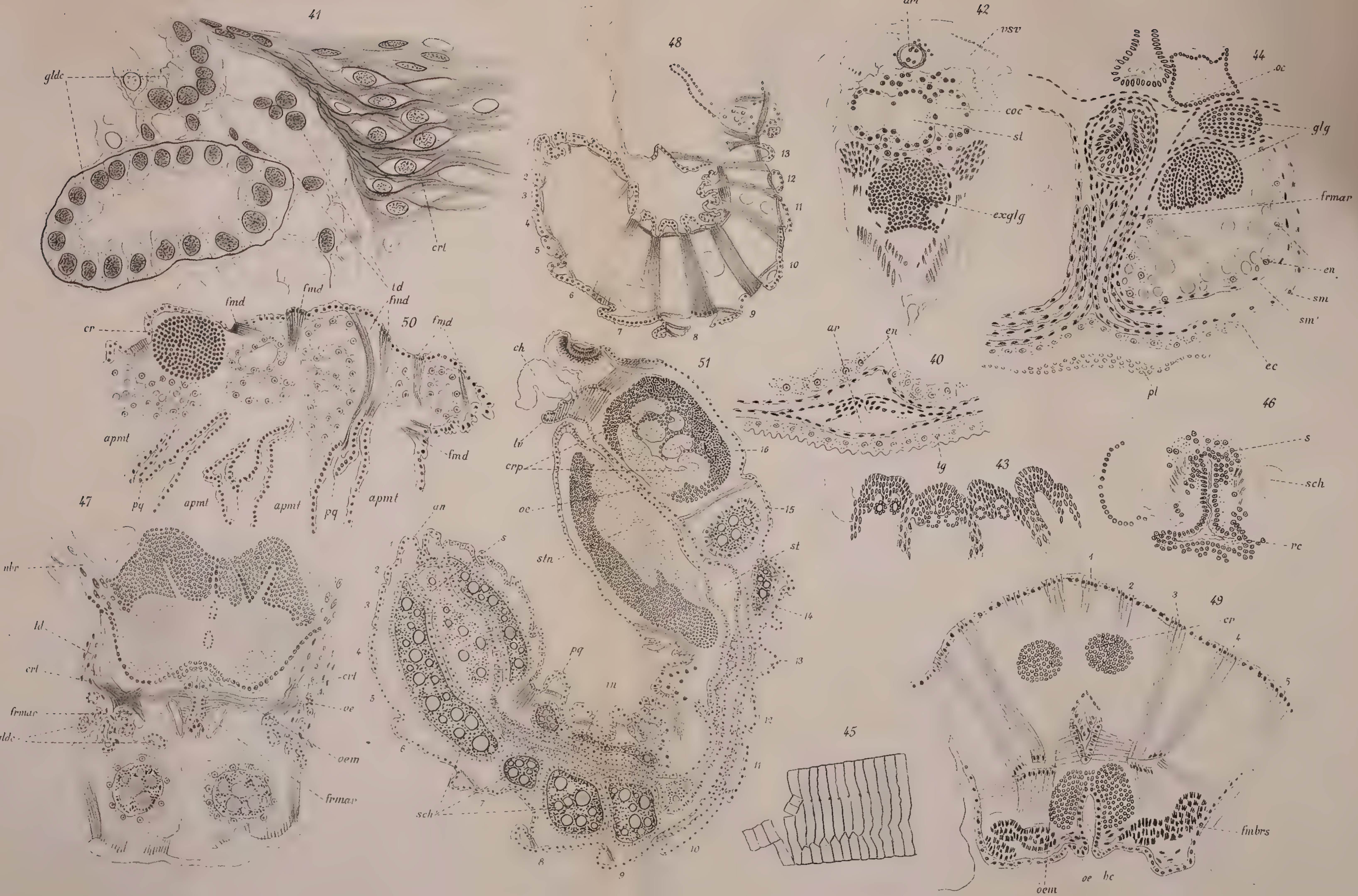


S. Pereyaslawzewa del. Nicolet lith.


25
ep
et
cpn
ep
26
27
prs
glprs
28
cloc
apoc
cl
ap''
29
lv
olt
apcl
33
apoc
em
31
36
30
ap'
ap''
glg''
glg'''
glg''''
glg'''''
glg''''''
apoc
glg'
glg
cloc
32
34
ce
cloc
35
frmar
csg
en
oc
38
art
en
et
pl
pl
nbr
fmd
39
37
olt
glgol
cm

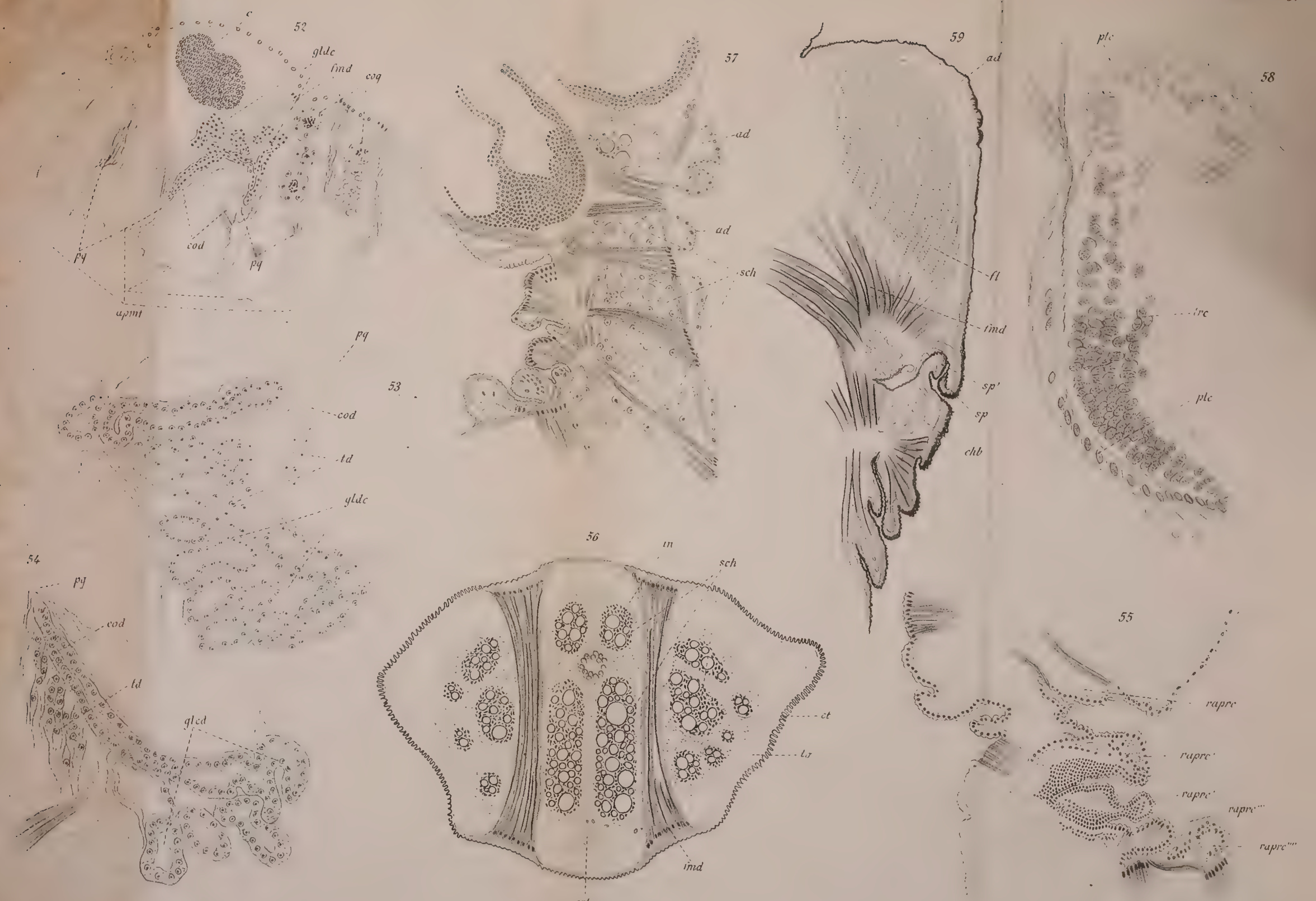


S. Pereyaslawzewa del. Nicolet lith.


41
42
44
48
50
51
40
43
46
47
49
45
gldc
crl
ld
fmd
cr
apmt
pq
art
vsv
coc
sl
exglg
oc
glg
frmar
en
sm
ec
pl
ar
tg
s
sch
rc
ch
lv
crp
oe
stn
st
an
m
nbr
oem
fmbrs
hc



S. Pereyaslawzewa del. Nicolet lith.

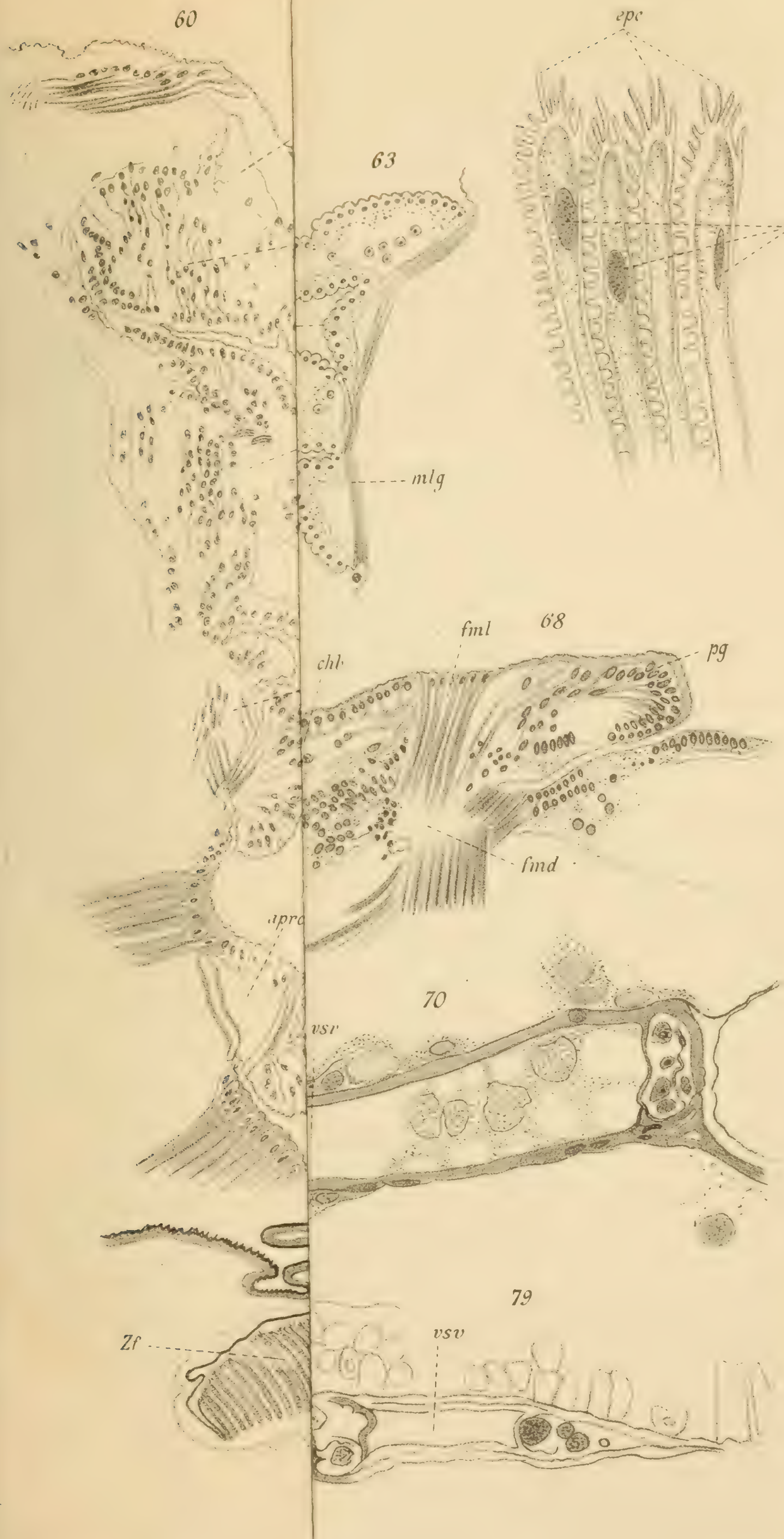


S. Pereyaslawzewa del.

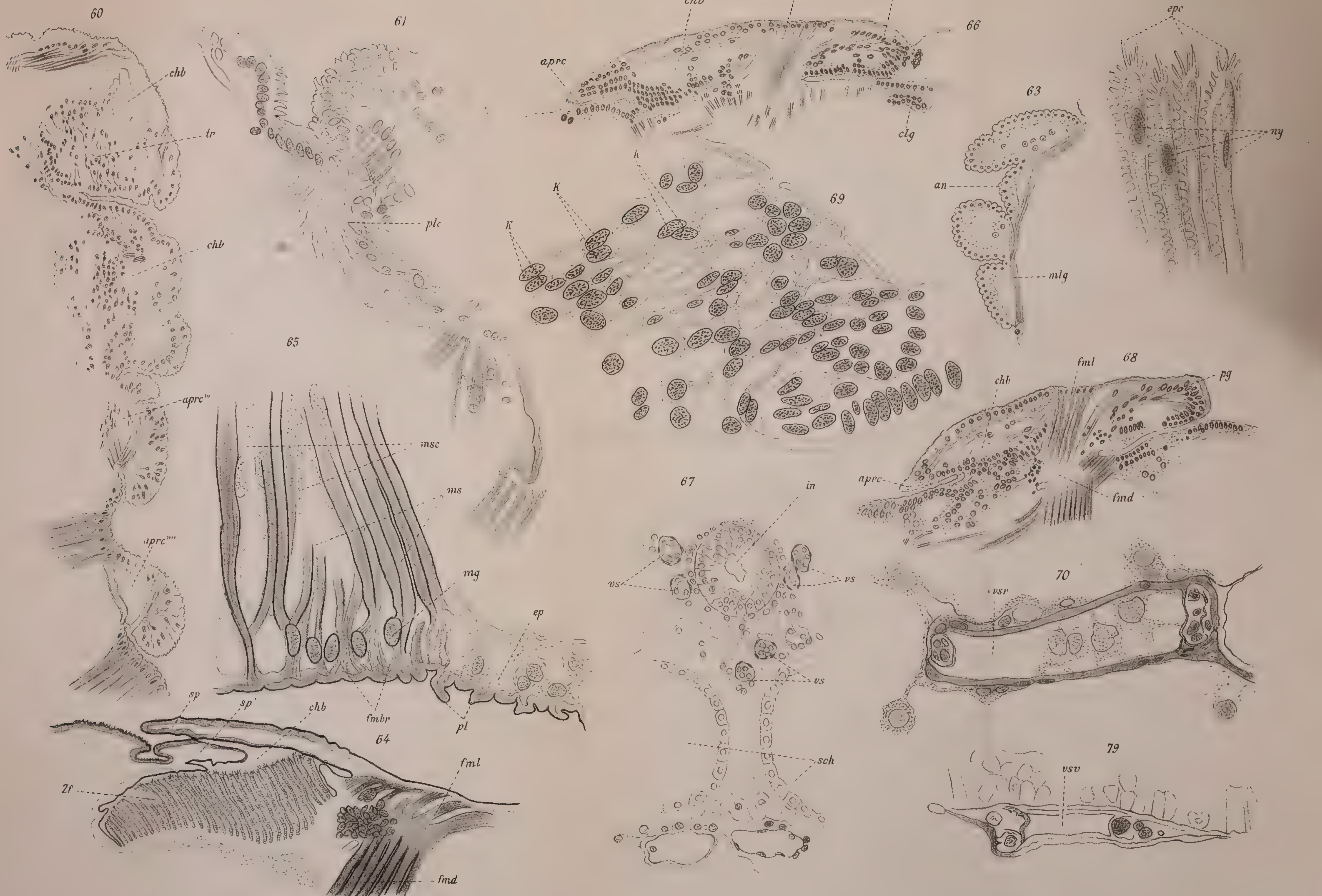
Masson et Cie, Editeurs.

Nicolet lith.

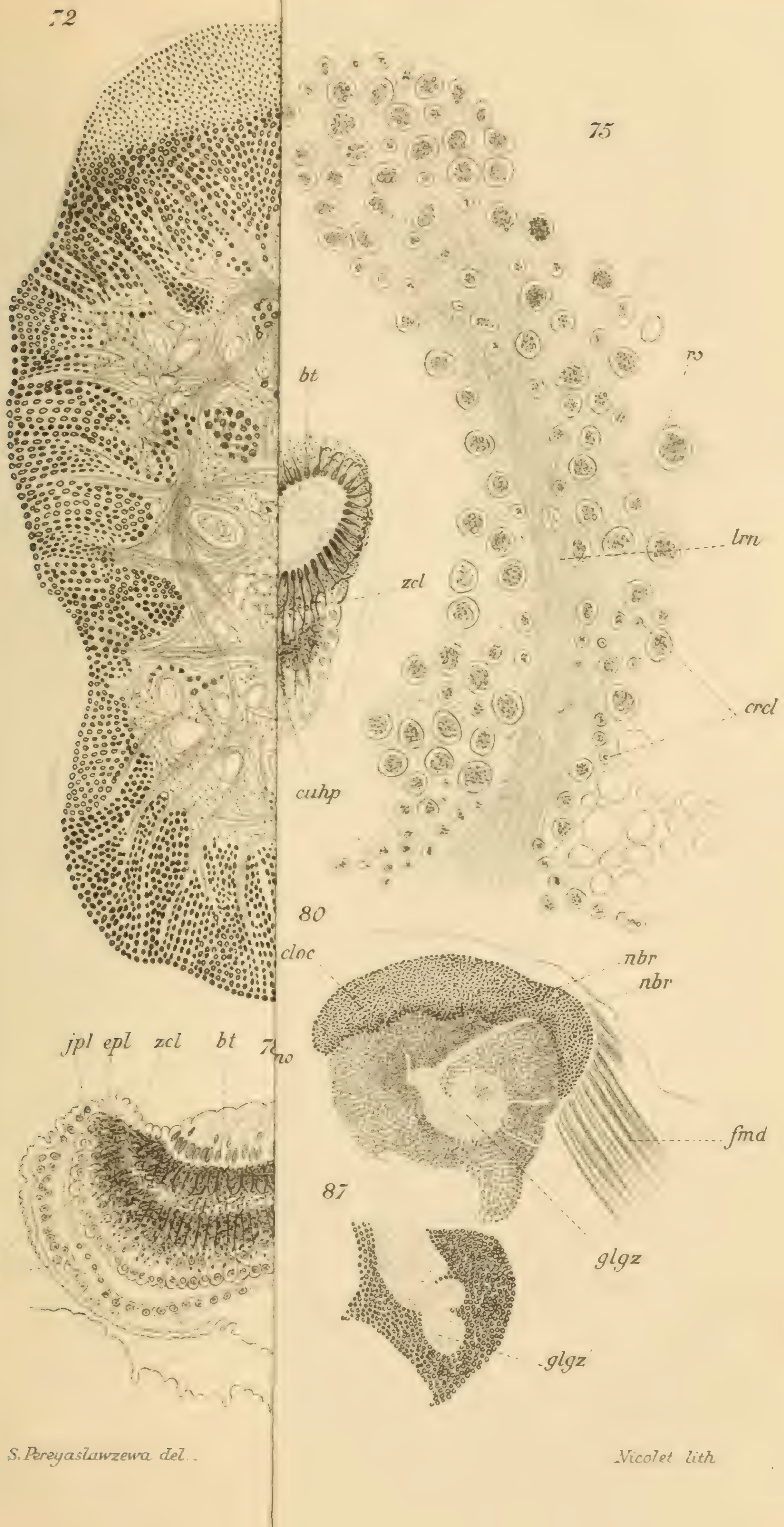
Impr. Lemercier Paris.



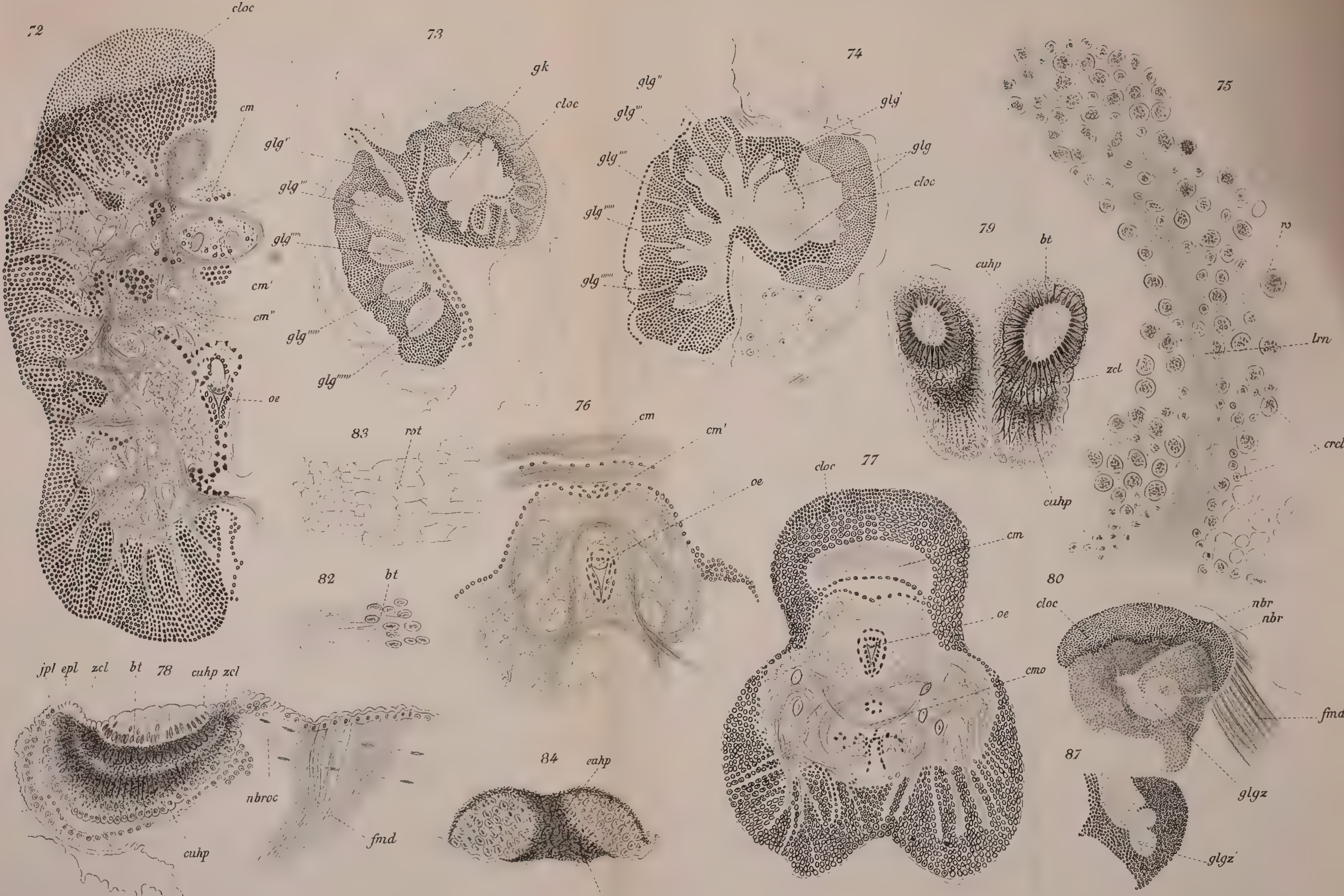
S. Pereyaslawzewa del · Nicolet lith.



S. Pereyaslawzewa del.
Masson et Cie, Editeurs.
Nicolet lith.
Impies Lemercier, Paris.



S. Pereyaslawzewa del. — Nicolet lith



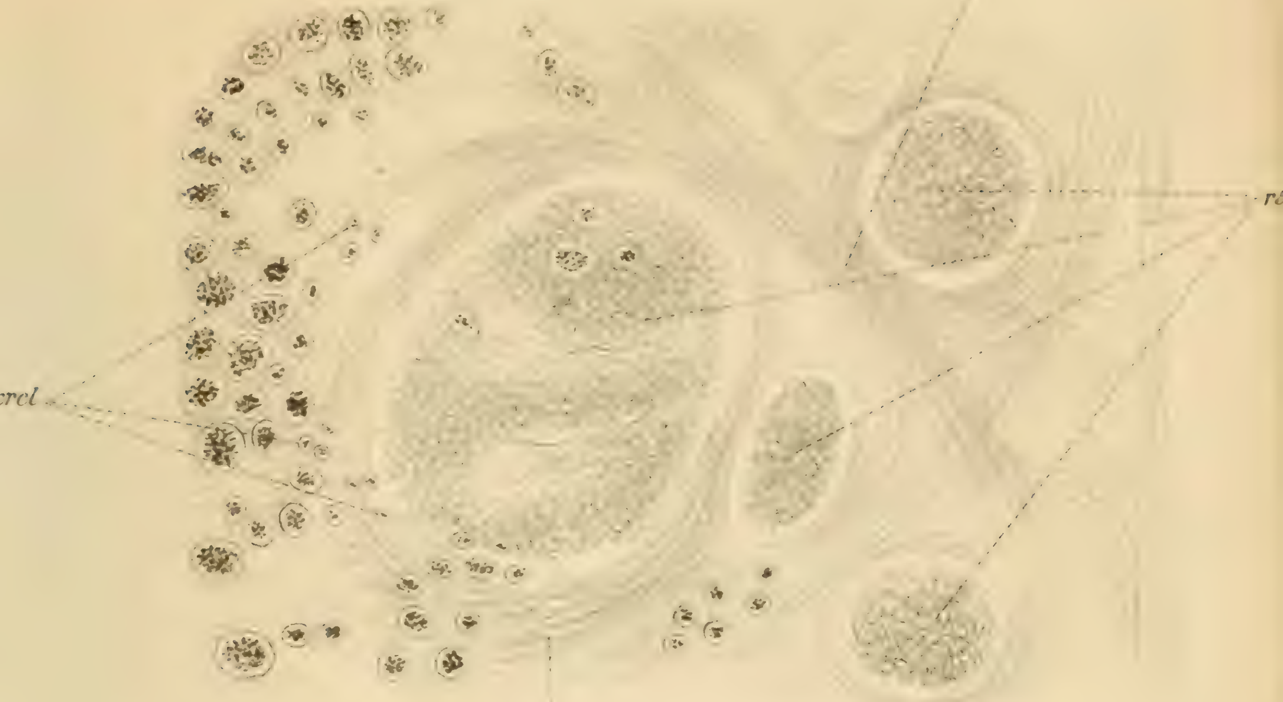
S. Pereyaslawzewa del.

Impr.es Lemercier, Paris.

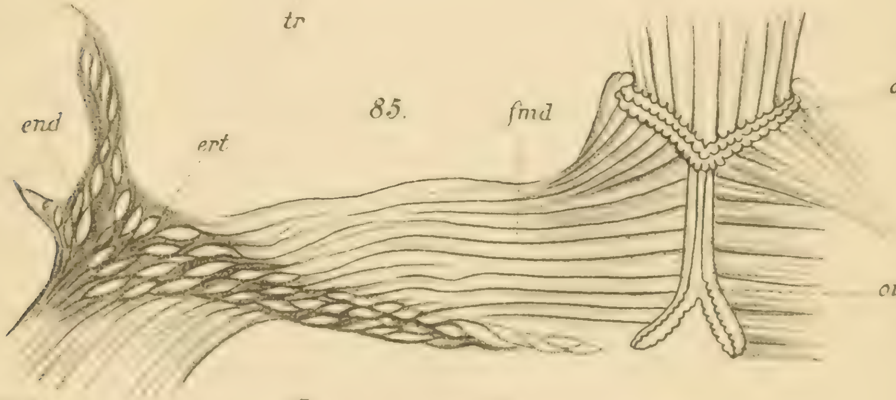
Nicolet lith.

Masson et Cie, Editeurs.

81.



85.



86.



S. Pereyaslawzewa del. Impies Lemercier, Paris Nicolet lith.

Masson et Cie, Editeurs.

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XIII. N° 1.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIII. — N° 1.

(Ce Cahier commence l'abonnement aux tomes XIII et XIV.)

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1901

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en août 1901.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.................... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	*(Rare)*.
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes..................................		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XIII. Nos 2-3

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE
ET
PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIII. — Nos 2-3.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1901

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en novembre 1901.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.................... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	*(Rare)*.
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes..........		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XIII. Nos 4 à 6

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XIII. — Nos 4 à 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)
—
1901

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en décembre 1901.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.................... **15 fr.**

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		*(Rare).*
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes..................................		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — CORBEIL. Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.